

The background of the book cover is a dark, textured surface, possibly asphalt, with numerous yellow and orange butterflies and fallen leaves scattered across it. The butterflies are mostly yellow with orange or red markings, and some are green. The leaves are yellow and orange, suggesting autumn. The title is written in a white, serif font, centered on the cover.

# MÉTODOS PARA ESTUDAR ECOLOGIA DE POPULAÇÕES DE BORBOLETAS

*R. B. Francini - 2010*

ISBN 978-85-911181-0-6



RONALDO BASTOS FRANCINI

# **MÉTODOS PARA ESTUDAR ECOLOGIA DE POPULAÇÕES DE BORBOLETAS**

1<sup>A</sup> EDIÇÃO

SANTOS, SP  
EDIÇÃO DO AUTOR  
2010

Francini, Ronaldo Bastos, 1950-

Métodos para estudar ecologia de populações de borboletas / Ronaldo Bastos Francini - Santos, SP, E-book Publicado pelo autor, 2010. 201 p., il.

Bibliografia

ISBN 978-85-911181-0-6

1. Ecologia de Populações 2. Borboletas I. Título.



*Direitos autorais de Ronaldo Bastos Francini*  
*Copyright © by Ronaldo Bastos Francini*

*Um CD com esta publicação pode ser solicitado pelo e-mail*  
*francini@unisantos.br*

Depósito Legal na Biblioteca Nacional.

Este é um e-book de distribuição gratuita mas é proibida a reprodução integral ou parcial do texto e ilustrações deste livro sem a autorização expressa do autor. A reprodução desautorizada fica sujeita à punição na forma da lei.

Revisão ortográfica, editoração final, capa e diagramação feitas pelo autor.

Capa: *Ronaldo Bastos Francini*

Se for imprimir este livro use papel tamanho carta (216 x 279 mm) para aproveitar a formatação original.

Citação:

Francini, R. B. **Métodos para estudar ecologia de populações de borboletas**, 1ª edição. E-book editado pelo autor. Santos, SP, Arquivo PDF com 201 p. disponível pelo e-mail <francini@unisantos.br>. 2010.

**SUMÁRIO**

<b>PARTE 1.</b>	<b>Ecologia de populações</b>	<b>1</b>
<b>PARTE 2.</b>	<b>Metodologia de estudo</b>	<b>9</b>
<b>PARTE 3.</b>	<b>Parâmetros populacionais</b>	<b>19</b>
<b>PARTE 4.</b>	<b>Modelagem em ecologia e populações-modelo</b>	<b>43</b>
<b>PARTE 5.</b>	<b>Simulações</b>	<b>69</b>
<b>PARTE 6.</b>	<b>Métodos de CMLR</b>	<b>88</b>
<b>PARTE 7.</b>	<b>Método de Lincoln-Petersen</b>	<b>98</b>
<b>PARTE 8.</b>	<b>Método de Fisher-Ford</b>	<b>108</b>
<b>PARTE 9.</b>	<b>Método de Jolly-Seber</b>	<b>123</b>
<b>PARTE 10.</b>	<b>Método de Manly-Parr</b>	<b>139</b>
<b>PARTE 11.</b>	<b>Métodos de remoção</b>	<b>149</b>
<b>PARTE 12.</b>	<b>Problemas na aplicação dos métodos</b>	<b>155</b>
<b>PARTE 13.</b>	<b>Programas de computador</b>	<b>164</b>
<b>PARTE 13.</b>	<b>Literatura citada</b>	<b>178</b>

*Página em branco*

## PREFÁCIO

Este livro começou a ser escrito em 1990 e só pode ser terminado em 2010. Ele representa um esforço na tentativa de organizar um pouco, em língua portuguesa, os conceitos e principalmente os métodos mais importantes no estudo da ecologia de populações de borboletas que são os organismos com os quais tenho trabalhado desde o final dos anos 60.

De 1992 até agora a ciência da ecologia sofreu profundas modificações dada a aceleração do conhecimento. Isso foi provocado pelo advento de microcomputadores cada vez mais potentes e do aparecimento das redes que permitiram a conexão entre eles entre qualquer parte do planeta. Com a criação e com a consolidação da *INTERNET*, a transmissão do conhecimento humano, antes feita principalmente pela palavra impressa em papel ficou enormemente amplificada.

Fazer ecologia com régua de cálculo – e muitos nem sabem o que isso – já ficou para trás. A cada ano os sistemas que operam os computadores e os programas são modificados a velocidades assustadoras. Meios de armazenamento surgem e desaparecem. Quem ainda usa discos flexíveis de 8,5' ou mesmo os disquetes de 3,5'. Alguém lembra dos discos ZIP? Os *Compact discs* (CDs) e DVDs ainda estão em uso mas por quanto tempo? Quando escrevo este prefácio ainda estamos na era dos *pen-drives* que são pequenos artefatos de memória flash cada vez menores e capazes de armazenar muito mais informação do que os maiores *HDs* existentes a apenas 20 anos atrás.

O programa e computador CMLR\_2010 que acompanha este livro foi feito com um programa que já não está mais disponível e eu só consegui recuperar a informação básica para revivê-lo porque tinha gravado todas as linhas de código *BASIC* em arquivos só texto.

Agradeço ao Prof. Dr. André Victor Lucci Freitas, atualmente no Departamento de Biologia Animal e Programa de Pós-Graduação em Ecologia da UNICAMP, pela ajuda no sorteio dos indivíduos das populações-modelo e pela discussão de alguns tópicos nos idos de 1991. À Universidade Católica de Santos por me fornecer as condições de infra-estrutura para poder fazer pesquisa no Curso de Ciências Biológicas desde 1997.

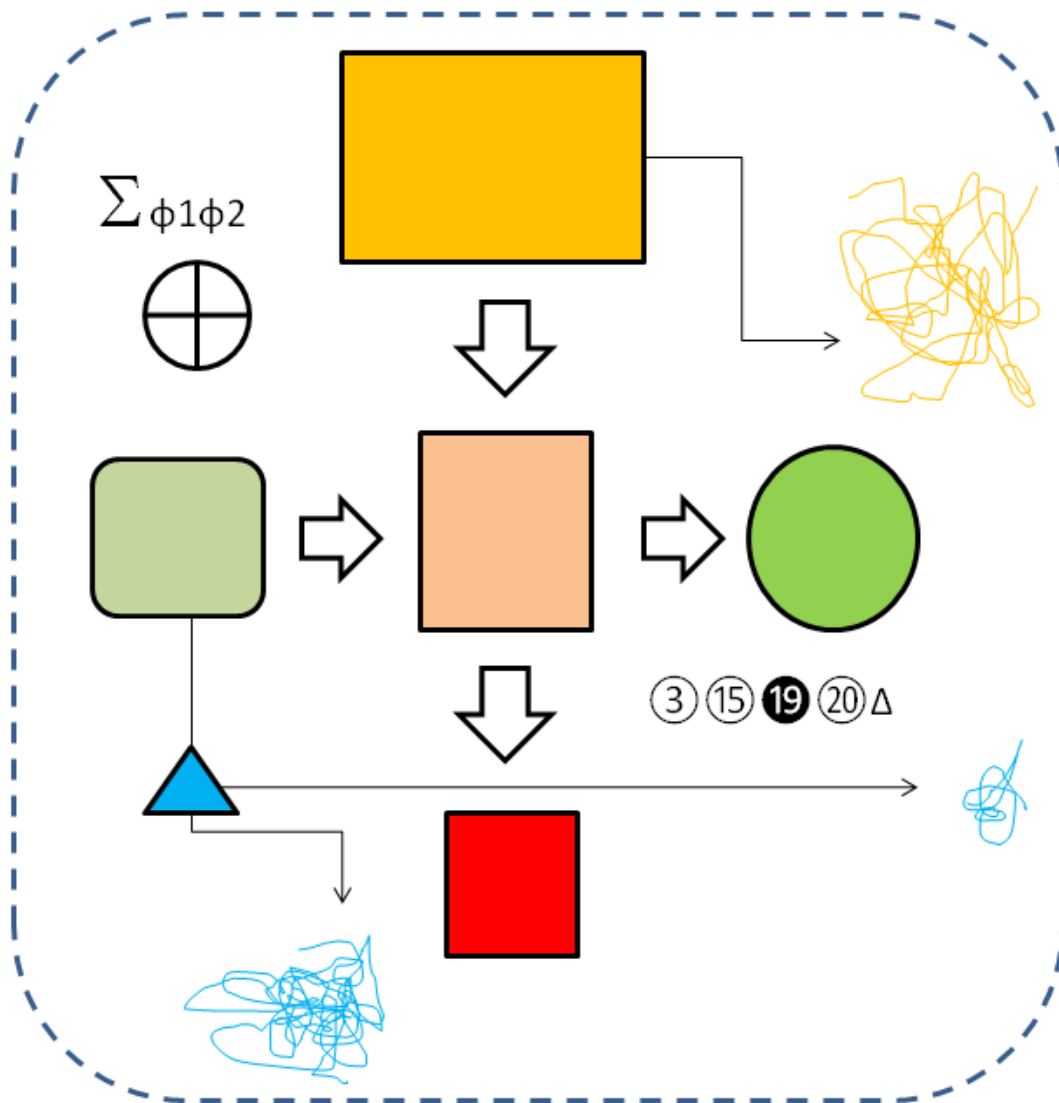
Santos, inverno de 2010

Ronaldo Bastos Francini

*Página em branco*

# Parte 1

## Ecologia de populações





## 1.1. ECOLOGIA DE POPULAÇÕES

A ecologia de populações é o ramo da ecologia que estuda a estrutura e a dinâmica de populações. O termo população é interpretado de diferentes maneiras nas várias áreas da biologia e algumas das definições encontradas em trabalhos clássicos ou livros textos são mais gerais enquanto outras mais restritivas (Tabela 1.1).

**Tabela 1.1.**  
Algumas definições de população dadas por vários autores.

<b>SOLOMON (1949)</b>	Número de organismos da mesma espécie formando grupos que se interconectam mais ou menos freqüentemente, separados por uma barreira mais ou menos clara entre si.
<b>ANDREWARTHA &amp; BIRCH (1954)</b>	Definem população como um grupo de indivíduos onde cada um tem um ambiente semelhante aos seus vizinhos mas que difere.....
<b>GOULDGE (1961)</b>	O termo população é aplicado a qualquer coleção de organismos individuais, de tal forma que, possam persistir durante um intervalo de tempo finito, em uma região vagamente delimitada no espaço.
<b>MILNE (1962)</b>	Define população como um número de indivíduos de uma espécie particular existindo em um local particular. A população certamente muda no tempo.
<b>NICHOLSON (1967)</b>	Uma população é um grupo de indivíduos que interagem e se reproduzem e que normalmente não tem um contato com outros grupos da mesma espécie. Isto significa que existe uma unidade dinâmica discreta de uma população de uma espécie sendo a população muitas vezes mais do que um simples conceito.
<b>PIANKA (1970)</b>	Em organismos com reprodução sexuada, uma população é um conjunto de organismos que partilham material genético de um <i>pool</i> gênico. É um conceito mais abstrato do que célula ou organismo e um pouco mais indefinível, embora certamente real. Um <i>pool</i> gênico tem continuidade tanto no tempo quanto no espaço.....Alternativamente uma população pode ser definida com uma conjunto de organismos com uma alta probabilidade de se acasalarem entre si e com uma probabilidade menor de fazerem o mesmo com um membro de outra população.
<b>ANDREWARTHA (1961, 1970, 2ª edição)</b>	A população é uma abstração, porque ela tem sido arbitrariamente definida com existindo em uma área particular, que é menor (geralmente muito menor) que a área total da distribuição da espécie. A área é geralmente “escolhida” e chamada de área de estudo, sendo suficientemente grande para assegurar que a população não seja [localmente] extinta. Raramente a área de estudo é cercada por barreiras que impedem a migração.
<b>EMMEL (1973)</b>	Uma população consiste em todos os indivíduos de uma espécie vivendo em uma área.
<b>CRAWFORD (1984)</b>	O termo população tem sido usado com uma variedade de sentidos, tanto pelos ecólogos quanto pelos geneticistas. Os ecólogos freqüentemente vêem uma população como agregações convenientes de organismos usualmente da mesma espécie.
<b>BEGON et al. (1986)</b>	Não definem população!?
<b>SILVERTOWN (1987)</b>	Conjunto específico de indivíduos que ocorrem dentro de uma área geográfica definida.
<b>BEGON, HARPER &amp; TOWNSEND (1990)</b>	Grupo de indivíduos de uma espécie sob estudo. No entanto, o que constitui uma população varia de espécie para espécie e de estudo para estudo. Em alguns casos, as fronteiras podem ser aparentes e em outros são definidas pela conveniência dos estudiosos.
<b>GOTELLI (2001)</b>	Uma população é um conjunto de plantas, animais ou outros organismos, todos da mesma espécies, que vivem junto e se reproduzem.
<b>VANDERMEER &amp; GOLDBERG (2003)</b>	... a população, um conceito que é ao mesmo tempo simples e complexo.. A idéia simples é que uma população é uma coleção de indivíduos. Mas como todo ecólogo intuitivamente sabe, a idéia de população é bem mais complexa quando lidados com exemplos da vida real.....Assim, o assunto ecologia de populações pode ser muito complicado. Mas como em toda ciência nós começamos assumindo que ele é simples.....

Tabela 1.1. continuação...

<b>BERNSTEIN (2003)</b>	Não define população!?
<b>ROCKWOOD (2006)</b>	..., uma população (sinônimo de população biológica) consiste em um grupo de organismos intercruciantes encontrados no mesmo espaço ou área (ou seja, são simpátricos) ao mesmo tempo. Fica presumido que esses indivíduos formam uma unidade funcional de forma a interagir com outro inter cruzando-se.
<b>BEGON <i>et al.</i> (2006)</b>	Geralmente se usa o termo população para descrever um grupo de indivíduos de uma espécie sob investigação. Mas o que de fato constitui uma população variará de espécie para espécie e de estudo para estudo...
<b>SPEIGHT <i>et al.</i> (2008)</b>	Não definem população!?
<b>JØRGENSEN <i>et al.</i> (2008)</b>	Não definem população!?
<b>NEAL (2004)</b>	Um grupo de organismos que geralmente se reproduzem sexualmente e compartilham um <i>pool</i> genético comum. Eles geralmente ocupam a mesma localidade e os indivíduos interagem mais uns com os outros do que com indivíduos de outras populações da mesma espécie.
<b>BERRYMAN <i>et al.</i> (2008)</b>	Podemos pensar em uma população como um grupo de indivíduos da mesma espécie que vivem juntos, ao mesmo tempo e no mesmo lugar. Esta declaração implica a coexistência e a interação potencial ou intercomunicação entre todos os membros da população e que a população é claramente definida no espaço. O espaço deve estar ligado à biologia e o comportamento de uma espécie - por exemplo, um hectare é pequeno demais para estudar uma população de alces. O elemento espacial, o que está implícito em tais declarações como "a população de Nova York" ou "a população de insetos em um campo de trigo," é muito importante porque delimita as fronteiras geográficas do sistema de população que está sendo considerado. Embora os limites sejam frequentemente retirados de forma arbitrária, eles devem, idealmente, incluir uma unidade de população diferentes...
<b>NOWAK &amp; SIGMUND (2007)</b>	As populações são, naturalmente compostas de indivíduos e seus parâmetros, como a taxa de crescimento, em última análise derivam da ecologia comportamental e estratégias da história de vida dos indivíduos que a compõem. Em termos evolutivos, as propriedades das populações só podem ser entendidas em termos de indivíduos, que se resume a estudar como a história de vida e a consequente frequência gênica são moldadas por forças ambientais.
<b>IN MAY &amp; Mclean</b>	

Pela definição de PIANKA (1970), por exemplo, um conjunto de machos ou de fêmeas, isolados, não poderia ser considerado como uma população. Em demografia humana uma população é um conjunto de seres humanos em uma dada área. Em genética de populações uma população é um conjunto de indivíduos intercruciantes da mesma espécie, o qual está isolado de outros grupos. A genética de populações estuda a frequência gênica e a microevolução em populações. Vantagens seletivas dependem do sucesso dos organismos na sua sobrevivência, reprodução e competição que são processos estudados na ecologia de populações.

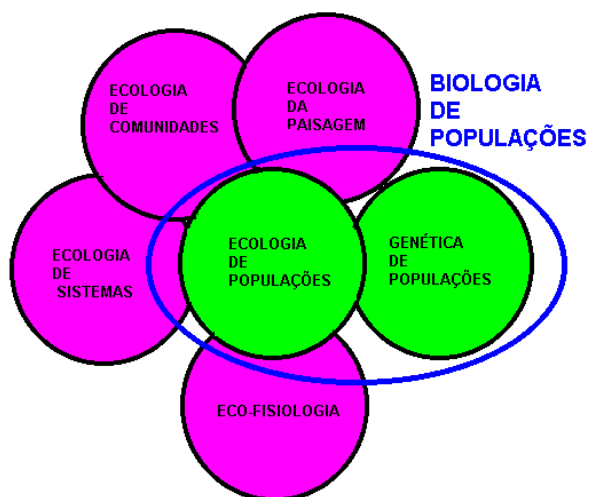
Como para muitos a população é a unidade de estudo da evolução, a genética de populações e a ecologia de populações são frequentemente estudadas juntas na disciplina biologia de populações, sendo que a ecologia evolutiva é um dos tópicos mais importantes na biologia de populações.

Para muitas situações em ecologia aplicada, o inter cruzamento não é importante na maioria dos estudos em ecologia de populações e os processos genéticos são usualmente ignorados. Já para os ecólogos de ecologia evolutiva a ligação com a genética de populações é geralmente constante.

Um outro problema é o da definição do que é um indivíduo já que existem espécies unitárias e espécies modulares (BEGON *et al.* 2006).

*Em ecologia de populações uma população é um conjunto de indivíduos da mesma espécie habitando a mesma área em um intervalo de tempo relativamente pequeno.*

A ecofisiologia estuda características e processos individuais. Isso pode ser usado como base para os estudos à nível populacional. A ecologia de comunidades estuda a estrutura e dinâmica das comunidades. A ecologia de populações dá ferramentas de modelagem que podem ser usadas para prever tanto a estrutura quanto dinâmica das comunidades. A ecologia de sistemas é uma disciplina relativamente nova e estuda as interações das populações humanas com o seu ambiente. Os seus principais conceitos são a otimização da exploração do ecossistema e o seu manejo sustentado. A ecologia da paisagem é também relativamente nova na ecologia. Ela estuda ecossistemas regionais em grande escala com o auxílio de Sistemas de Informação Geográfica (GIS - *Geographical Information System*) baseados em sistemas informatizados. Como a dinâmica populacional pode ser estudada no nível da paisagem há aí então uma ligação entre as duas (Figura 1.1).



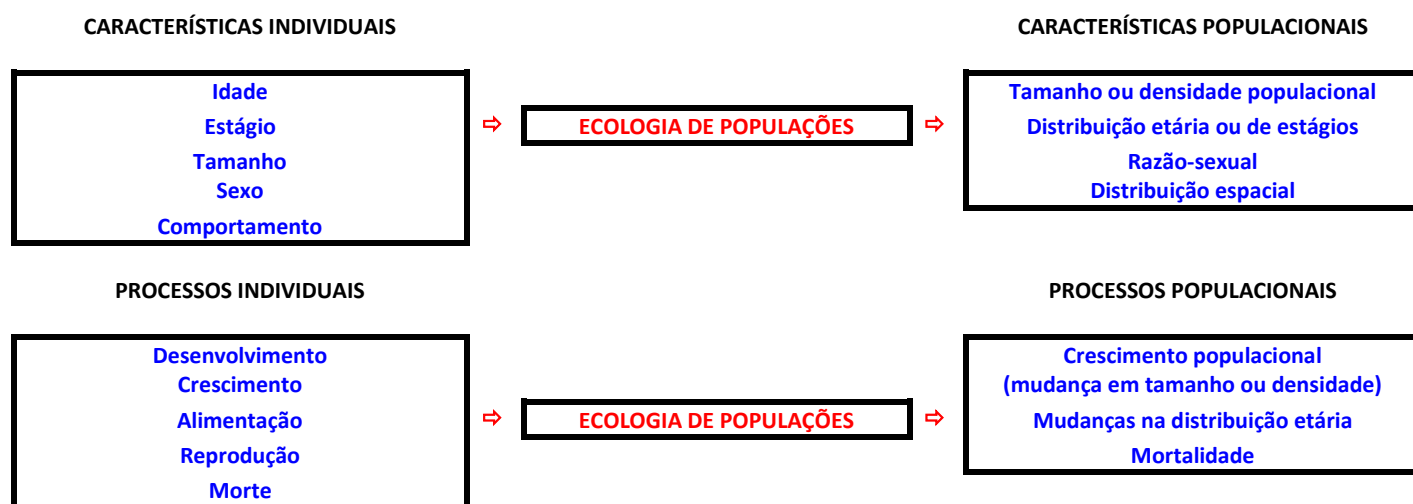
**Figura 1.1.**

Interação da ecologia de populações com outras áreas da ecologia e biologia.

Os principais problemas na ecologia de populações são: derivar as características da população pela característica dos indivíduos e derivar os processos populacionais dos processos vivos em organismos individuais (Figura 1.2).

O principal axioma da ecologia de populações é o de que: indivíduos em uma população são ecologicamente equivalentes (SHAROV, 1999).

A equivalência ecológica significa que cada indivíduo tem o mesmo ciclo de vida e que cada indivíduo em um dado estágio do ciclo de vida está envolvido com o mesmo conjunto de processos ecológicos. A taxa desses processos ou a probabilidade de eventos ecológicos são basicamente as mesmas se os indivíduos são postos no mesmo ambiente embora uma variação individual possa ser permitida.



**Figura 1.2.**  
Características e processos populacionais.

## 1.2. SISTEMAS POPULACIONAIS

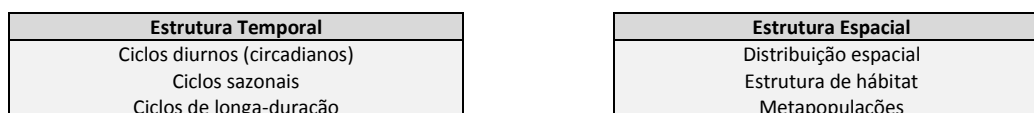
Um sistema populacional (ou sistema vivo) é uma população com o seu ambiente efetivo (incluindo alimento, abrigo, predadores, parasitas, patógenos, etc.)

Nesta publicação, o termo população será usado aqui como sinônimo de qualquer conjunto de indivíduos de uma determinada espécie habitando uma área definida durante um período de tempo definido. Os componentes desse conjunto poderão ser de qualquer sexo ou idade e pertencentes a qualquer estágio de desenvolvimento. Em algumas circunstâncias, os termos unidade demográfica ou deme também poderão ser usados como sinônimos de população.

Na prática poderá ser difícil delimitar as fronteiras geográficas de uma população, principalmente em espécies onde os movimentos migratórios são comuns. PARR, GASKEL & GEORGE (1968) sugerem o termo populações transitórias para este tipo de fenômeno. Neste caso, a dimensão temporal e frequentemente também a espacial, serão mais limitadas que o usual. Assim, tomando-se um intervalo qualquer de tempo, certo número de indivíduos estará presente em uma área definida e esta será a nossa população transitória.

O objetivo do estudo da ecologia de populações é determinar quais os principais características emergentes deste nível hierárquico na classificação ecológica, descobrindo quais são os principais parâmetros populacionais e quanto eles valem.

Os sistemas populacionais podem ter suas estruturas estudadas sob o ponto de vista temporal ou sob o ponto de vista espacial (Figura 1.3).



**Figura 1.3.** Estrutura dos sistemas populacionais.

### 1.3. DINÂMICA DOS SISTEMAS POPULACIONAIS

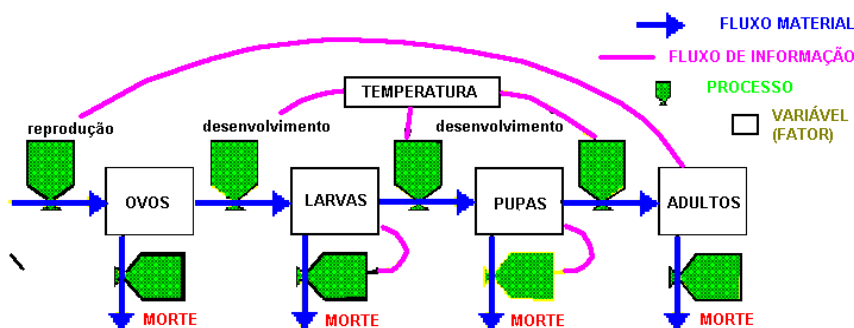
Conceito de fator-efeito: os fatores ambientais afetam a densidade populacional e quando os fatores mudam a densidade também muda respectivamente (SHAROV, 1999). A vantagem é que ele é uma explanação causal da mudança populacional a desvantagem é que ele é útil somente em um determinado instante, tornando-se confuso quando o efeito é um fator ao mesmo tempo, ou quando existe um retardamento no aparecimento dos efeitos.

Conceito de fator-processo: os fatores ambientais não afetam a densidade populacional diretamente, em lugar disso, eles afetam a taxa de diferentes processos ecológicos (mortalidade, reprodução, etc.) a qual finalmente resulta na mudança da densidade populacional. Os processos podem mudar o valor dos fatores e assim tornam-se possíveis ciclos de retroalimentação. A vantagem é que eles podem lidar com interações dinâmicas complexas entre os componentes vivos do sistema incluindo retardos temporais, e retroalimentação negativa e positiva.

Entre as décadas de 50 e 60 existiu uma discussão sobre a regulação populacional entre duas escolas de biologia de populações. O consenso era absolutamente impossível porque estas escolas usavam diferentes conceitos de dinâmica populacional. ANDREWARTHA & BIRCH (1954) usavam o conceito de fator-efeito enquanto NICHOLSON (1957) conceito de fator-processo.

O conceito de fator-processo funciona não só em ecologia de populações mas também em qualquer tipo de sistema dinâmico como um sistema econômico. FORRESTER (1961) formalizou o conceito de fator-processo e o aplicou à dinâmica industrial. Mais tarde, este formalismo tornou-se muito popular em ecologia e é largamente empregado atualmente especialmente em modelagem de ecossistemas.

O modelo de Forrester (Figura 1.4) está baseado na analogia com um tanque-pipa. O sistema é considerado como um conjunto de tanques conectados por pipas com torneiras que podem regular o fluxo do líquido de um tanque para outro. O fluxo do "líquido" entre tanques é considerado como "fluxo material". No entanto, há também um "fluxo de informação" que regula as torneiras. Torneiras são equivalentes aos processos; e a quantidade de líquido em um tanque é a variável ou um fator porque ele pode afetar os processos por via fluxo de informação.



**Figura 1.4.**

Diagrama de Forrester para um sistema populacional de insetos com quatro estágios: ovo, larva, pupa e adulto. A transição entre estes estados (desenvolvimento) é regulada pela temperatura. A quantidade de ovos depende do número de adultos. A mortalidade ocorre em todos os estágios de desenvolvimento, sendo dependente de densidade nos estágios de larva e pupa.

Diagramas de Forrester podem ser transformados facilmente em modelos de equações diferenciais. Cada processo se transforma em um termo na equação e que determina a dinâmica da variável. Por exemplo a quantidade de larvas na figura 4 é afetada por três processos: desenvolvimento do ovo  $ED(T)$ , desenvolvimento da larva  $LD(T)$  e mortalidade da larva  $LM(N)$ . As

taxas de desenvolvimento dos ovos e larvas são função da temperatura  $T$ , enquanto que a mortalidade é função do número de larvas  $N$ . Assim a dinâmica larval fica expressa pela equação 1.1.

$$dN / dt = ED(T) - LD(T) - LM(N) \text{ [Eq. 1.1]}$$

O termo  $ED(T)$  é positivo porque o desenvolvimento do ovo aumenta o número de larvas (influxo "líquido"). Os termos  $LD(T)$  e  $LM(N)$  são negativos porque o desenvolvimento larval (transformação em pupa) e a mortalidade diminuem a quantidade de larvas.

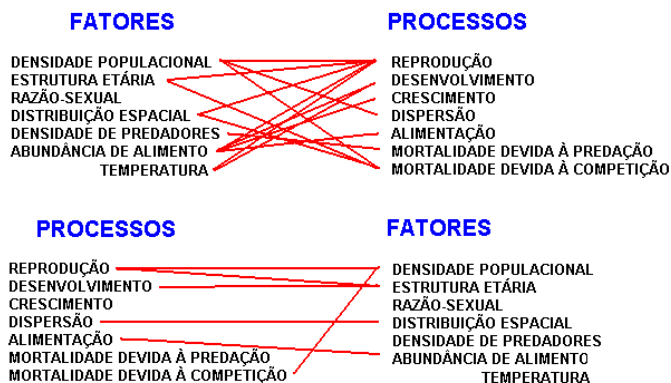
A distinção entre os fluxos de informação e material não são claras porque a informação não pode ser transferida sem qualquer matéria. Por exemplo: a produção de ovos ou sementes não é somente um fluxo de informação mas também de matéria.

Só um tipo de processo é considerado na qual o "fluido" move-se de um tanque para outro. Esta é uma boa representação dos organismos mudando seu estado. No entanto, é impossível aplicar o modelo aos processos com dois ou mais participantes. Por exemplo, quando um parasita entra num hospedeiro torna-se impossível fazer uma "pipa" que inicie de dois "tanques": hospedeiro e parasita, e termine no "tanque" do "hospedeiro parasitado".

Só um nível de processos é considerado. Em alguns casos é importante considerar processos em dois níveis espaciais, por exemplo, a dinâmica de insetos fitófagos pode ser considerada tanto dentro de uma única planta como dentro de uma população delas.

Outros modelos têm sido desenvolvidos para representar o conceito de fator-processo. A rede de Petri considera as interações de um, dois ou mais participantes. No entanto, não existem modelos genéricos sem limitações.

A dinâmica de um sistema resulta da interação entre fatores e processos: os fatores afetam a taxa dos processos e os processos mudam a intensidade (valor) dos fatores (Figura 1.5).



**Figura 1.5.**  
Dinâmica de um sistema populacional em relação a fatores e processos.

Um processo pode ser afetado por muitos fatores e um fator pode mudar devido a vários processos. Assim, não existe uma correspondência um a um entre os processos e os fatores. Por exemplo, se há uma alta mortalidade devida a predação (processo de mortalidade) isso não significa que a densidade dos predadores é o maior fator que está afetando essa mudança. A mortalidade devida a predação pode depender de vários fatores como a temperatura, a umidade, a densidade de predadores e de presas, etc. Por essa razão, o termo "fator de mortalidade" é confuso porque é usado



muito frequentemente nas tabelas de vida (vistas mais adiante) baseadas na mortalidade. É também confuso usar termos fatores bióticos e abióticos porque, por exemplo, a predação é considerada tradicionalmente um fator biótico mas a taxa de predação pode depender mais da temperatura do que do número de predadores.

## Parte 2

# Metodologia de estudo



## 2.1. METODOLOGIA DE ESTUDO

A amostragem de organismos móveis como borboletas é bastante difícil pois determinar a área total na qual a população está ativa é um problema. Duas soluções são possíveis: uma é a de amostrar sempre parte do hábitat total e a outra a de amostrar todo o hábitat por um período de tempo fixo.

A primeira solução só pode ser usada para os estágios nos quais a dispersão é nula ou baixa como nos estágios de ovo, larva e pupa, e normalmente é feita recenseando toda ou parte da população com algumas das técnicas usuais mostradas na teoria de amostragem. Já a segunda solução é mais complexa e envolve a coleta de indivíduos, sua marcação, liberação e eventual recaptura posterior, daí o nome de métodos de CMLR (MMR em inglês; de "multiple marking release").

## 2.2. MÉTODOS DE AMOSTRAGEM RELATIVOS E ABSOLUTOS

Os métodos de amostragem usados podem ser divididos em absolutos — que determinam os principais parâmetros populacionais — e relativos — que permitem apenas a comparação entre populações amostradas de forma padronizada sem determinar parâmetros. Esses últimos são mais usados em levantamentos onde a disponibilidade de tempo é menor.

Embora os métodos absolutos sejam mais completos, no sentido de informação biológica, eles se baseiam em premissas que se não forem obedecidas por quem os usa, acabam levando a divagações que fogem à realidade.

## 2.3. O QUE É UM MÉTODO DE CMLR

A técnica de CMLR baseia-se na coleta padronizada de indivíduos de uma população (ou do que se pensa ser uma), marcação desses indivíduos por meios adequados, liberação imediata e eventual recaptura após um período para homogeneização da amostra.

Os principais parâmetros estimados por esses métodos são: o tamanho populacional e o seu erro (ou melhor a densidade populacional e seu erro), as taxas de ganho, perda e diluição, o número de novos animais e o total recrutado durante uma geração. Além disso, com os dados de CMLR é possível fazer estimativas do tempo de permanência (ou da longevidade) de cada indivíduo recapturado e de sua área de vida e determinar a estrutura etária da população. Os dados coletados durante sucessivas amostragens contêm uma quantidade de informação que é finita. Se o número de parâmetros estimados vai aumentando e um parâmetro é usado para estimar outro, essa informação vai se diluindo entre esses parâmetros. Essa diluição causa uma diminuição da informação fornecida por cada um dos parâmetros.

Frequentemente, o intervalo entre amostragens em populações de insetos é de dias. Em vertebrados, esses intervalos são, geralmente muito maiores, na casa de meses ou mesmo anos. Muitas populações de insetos adultos crescem rapidamente tornando a cair a zero logo depois, em um período de tempo que pode chegar a poucos dias. Nesses casos, a intensidade amostral deve ser muito grande e fatores estocásticos, principalmente devidos às condições meteorológicas adversas, poderão influenciar muito nos dados coletados.

## 2.4. PREMISSAS GERAIS BÁSICAS A SEREM OBEDECIDAS PELOS MÉTODOS DE CMLR

As premissas mais importantes nos métodos de CMLR, estão indicadas na tabela 2.1, e serão abordadas em cada um dos métodos correspondentes. Como cada um dos métodos de CMLR tem suas premissas próprias, elas devem ser testadas *a priori* ou *a posteriori* para que os resultados sejam confiáveis. Por isso, em cada um dos principais métodos discutidos mais à frente, também estão incluídos testes das premissas mais importantes.

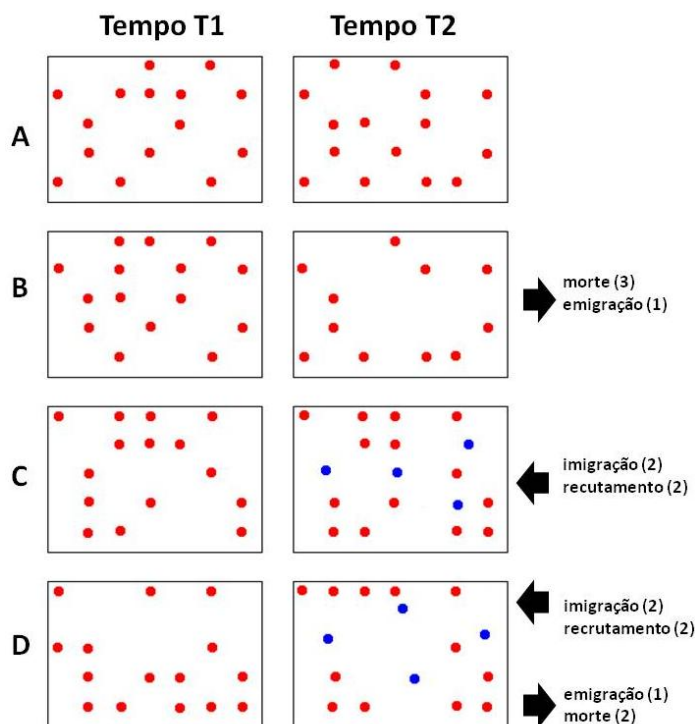
**Tabela 2.1.**  
Premissas gerais básicas a serem obedecidas pelos métodos de CMLR.

1. As marcas usadas devem ser tais, que não sejam perdidas durante as amostragens ou causem algum tipo de confusão nas recapturas.
2. Os animais não devem ser afetados pelos métodos de captura e marcação (tanto em comportamento, quanto em relação à expectativa de vida e não aleatoriedade das recapturas). Nesta premissa fica implícito que toda a emigração é permanente, e portanto, não distinguível da morte.
3. Os animais marcados devem misturar-se homogeneamente na população após serem capturados, marcados e liberados. Condições meteorológicas ruins após a liberação podem afetar a mistura desses indivíduos.
4. A probabilidade de recapturar um animal marcado deve ser a mesma que a de capturar qualquer outro membro da população. Em outras palavras, a população deve ser amostrada e marcada aleatoriamente em relação ao sexo, idade ou qualquer outra característica individual. O termo igual probabilidade de captura indica que a amostragem é aleatória em relação à qualquer característica fenotípica, sendo os fenótipos representados na proporção em que se encontram na população. Todos os indivíduos devem estar disponíveis para a captura à despeito de sua posição no hábitat.
5. A amostragem deve ser feita à intervalos de tempo discretos e o tempo consumido no processo, muito menor do que o tempo total das observações.
6. Preferencialmente, a população deve ser fechada, ou seja, a mortalidade ou emigração e a natalidade ou imigração devem ser mínimos no intervalo amostrado. Caso isso não ocorra — geralmente o mais comum em populações biológicas — o método deve poder quantizar essas perdas e ganhos de alguma forma. Em qualquer caso, o fechamento geográfico deve existir, caso contrário, o método deverá poder trabalhá-lo de forma adequada.
7. Cada animal marcado na população deve ter a mesma probabilidade de sobrevivência durante o período de amostragem. Isso significa que se o *status* de marcação estiver de algum modo ligado à idade, então a mortalidade deve ser independente dela. Isso significa que a mortalidade deve estar atuando aleatoriamente na população. Alguns indivíduos não poderão estar sob maior risco de morrer do que outros. Esta premissa quase nunca é verdadeira em populações biológicas e aqui também o método deve contorná-la de alguma maneira.

## 2.5. POPULAÇÕES “FECHADAS” E POPULAÇÕES “ABERTAS”

Existem dois grupos de algoritmos usados nas estimativas de parâmetros populacionais que se baseiam na premissa de que a população a ser estudada é fechada ou aberta.

Uma população é dita fechada, quando não há, durante o período ou entre os períodos de amostragem, perdas ou ganhos de indivíduos (Figura 2.1.A). Em populações iteróparas com indivíduos com uma expectativa de vida alta e uma taxa de mortalidade baixa, essa condição é obedecida em alguns intervalos ao longo do tempo. Na população aberta, podem ocorrer ou perdas (Figura 2.1.B) ou ganhos (Figura 2.1.C) ou os dois simultaneamente (Figura 2.1.D), que é a condição mais normal.

**Figura 2.1.**

Exemplos de populações: (A) população fechada; (B) população aberta, só com perdas; (C) população aberta, só com ganhos; (D) população aberta com ganhos e perdas.

A premissa do “fechamento” populacional é segundo WHITE *et al.* (1982) a mais forte de todas e dificilmente pode ser totalmente obedecida em populações biológicas. Além disso, esses autores dividem as populações fechadas em: geográficas, que são limitadas fisicamente por uma barreira, como populações de ilhas, lagos ou outras unidades isoladas e em demográficas, onde não há nem ganhos nem perdas. É importante distinguir as duas porque nos modelos abertos só são considerados os aspectos demográficos.

Quando se toma uma parcela de tempo relativamente pequeno em relação à duração total de uma população aberta, poderemos encontrar neste período, uma condição de fechamento. Esta condição poderá, em circunstâncias especiais, ser usada como uma premissa de fechamento.

## 2.6. O PROBLEMA DA MARCAÇÃO DE BORBOLETAS

O método de marcação pode ser geral ou específico. No método geral, todos os indivíduos coletados em uma amostra  $x$  levam uma marca igual. No método específico, cada indivíduo recebe uma marca diferenciada. O primeiro método tem a vantagem da simplicidade mas não permite a recuperação de informação como, por exemplo, o deslocamento individual. Além disso, se forem feitas mais de duas amostragens, a cada recaptura o indivíduo deve receber um outra marca além da já existente. Quando a população é muito grande e/ou os indivíduos são de difícil manuseio e marcação, esta segunda opção geralmente é a única permitida.

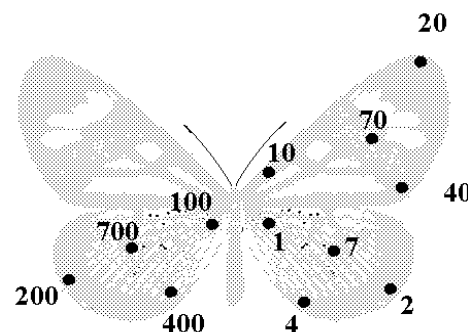
A revisão mais completa sobre os métodos de marcação em insetos é a de SOUTHWOOD (1980). Os métodos mais usados são o uso de códigos com a pintura de pontos com cores diferentes ou de cores iguais mas em diferentes partes do inseto. As tintas mais adequadas para esse fim são as lacas de

nitrocelulose (para pintura automotiva) que secam rapidamente. Esmalte de unhas também pode ser usado, mas geralmente é mais espesso e difícil de manusear sem borrar.

Para borboletas, usa-se o método de marcação 1-2-4-7 (EHRlich & DAVIDSON, 1960; BRUSSARD, 1971), que se baseia na colocação de manchas coloridas em posições padronizadas nas asas anteriores e posteriores (Figura 2.2). Com o uso de tinta de várias cores é possível marcar mais de 1.000 exemplares com um código individual. Esse método tem a desvantagem de requerer um tempo de manuseio relativamente grande para codificar e decodificar indivíduos, além de eventualmente tornar os indivíduos marcados mais conspícuos do que o normal.

**Figura 2.2.**

Método 1-2-4-7 para marcação de borboletas. Vista ventral. Segundo EHRlich & DAVIDSON (1960), modificado por BRUSSARD (1971).



Uma outra técnica se baseia na colocação direta de números escritos com canetas de ponta porosa e tinta indelével (canetas para retroprojektor ou equivalentes) nas asas dos exemplares coletados (Figura 2.3). Esse método tem a vantagem da simplicidade só que não pode ser aplicado em borboletas de tamanho muito pequeno ou que têm muitas escamas ou que tenham um recobrimento oleoso que impeça a fixação do corante.

**Figura 2.3.** Método de marcação de borboletas usando canetas de ponta porosa. Vista ventral da asa anterior de indivíduo de *Heliconius erato phyllis* marcado no campus da UFLA, Lavras, MG. Fotografia R.B.Francini, 1996.



Um método alternativo é o da colocação de etiquetas auto-adesivas previamente numeradas em laboratório com as usadas por URQUHART (1958). Esse método tem o inconveniente do peso das etiquetas só permitir que indivíduos grandes possam ser marcados. Com a disponibilidade cada vez maior de microcomputadores portáteis ("notebooks, netbooks") transportáveis no campo e leitores de código de barras já é tecnicamente possível marcar alguns tipos de borboletas maiores usando etiquetas auto-adesivas de código de barras.

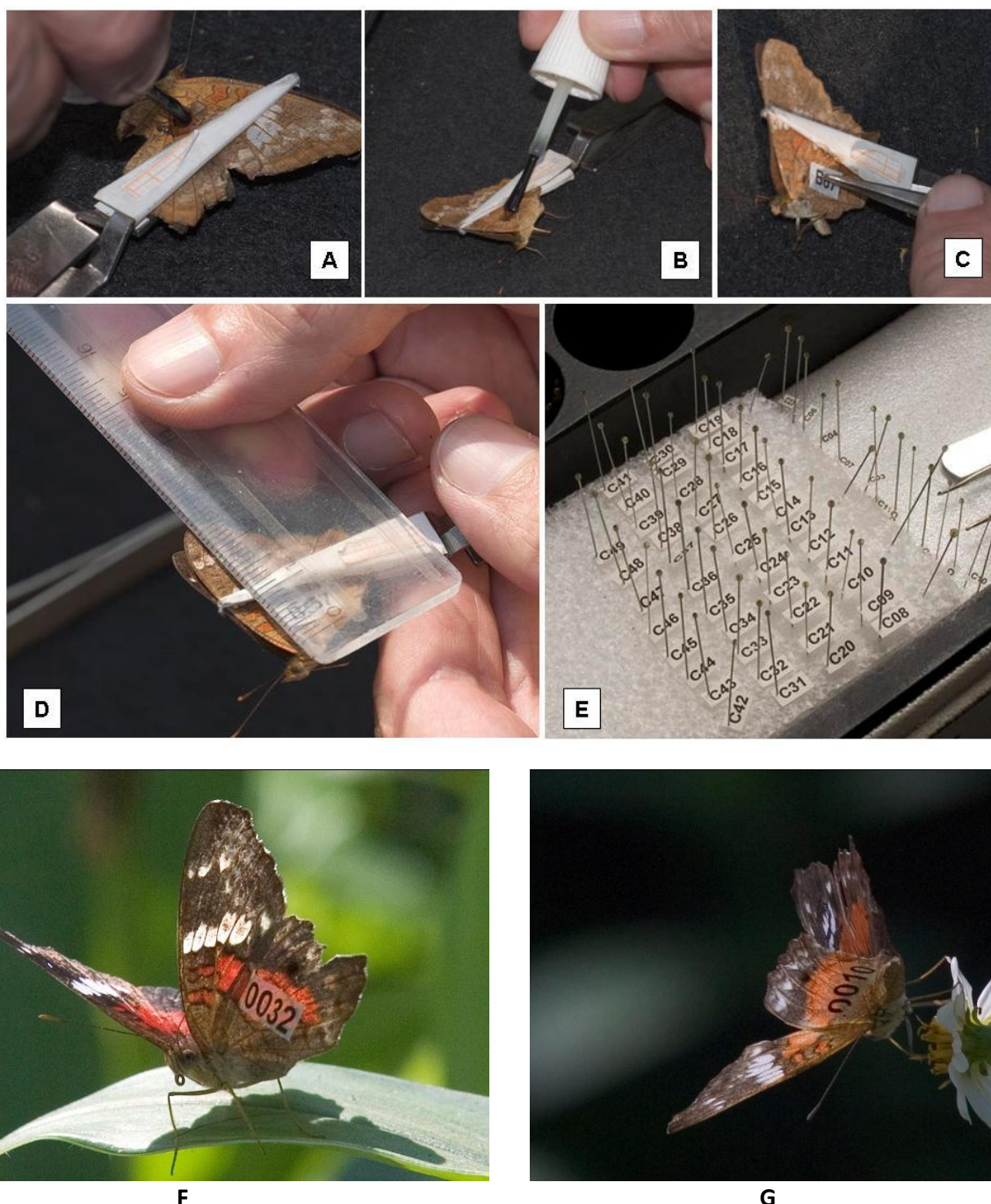


Uma metodologia alternativa, usada por FRANCINI (dados não publicados) e testada posteriormente em populações de *Stalachtis suzanna*, *Actinote mamita mitama* e *Actinote zikani* (Figura 2.4), é o de usar um confete circular (0,5 mm Ø) feito de papel impermeável (papel-manteiga) de 10g/m<sup>2</sup> previamente numerado com números feitos com caneta nanquim de 0,1 mm. Estes confetes são colados na base da face ventral asa posterior com o auxílio de uma gota de esmalte incolor de unhas.



**Figura 2.4.** Marcação de *Actinote zikani* com uma etiqueta circular numerada. Topo de Paranapiacaba, 1994. Fotografia A. P. Amorim F. de Moraes.

Mais recentemente, em 2005, testei etiquetas de papel de seda de 5g/m<sup>2</sup> de 4 x 8mm impressas em impressora laser com códigos alfa numéricos e também coladas com esmalte incolor na base das asas posteriores da borboleta *Anartia amathea roeselia* (Figuras 2.5 e 2.6).



**Figura 2.5.** Método de marcação de borboletas *Anartia amathea roeselia* usando etiquetas de papel de seda impressas em impressora a laser. Fotografia R.B.Francini, 2005. (A) Imobilização da borboleta; (B) Colocação da gota de esmalte; (C) Colocação da etiqueta numerada; (D) Medição do comprimento da asa anterior; (E) Etiquetas ordenadas e prontas para serem usadas no campo (os alfinetes evitam que voem e facilitam a ordenação); (F-G) Duas borboletas marcadas por esse processo.

Métodos alternativos de marcação e codificação foram propostos para vários grupos de insetos como libélulas (BORROR, 1934; PARR, GASKELL & GEORGE, 1968), percevejos de cama (MELLANBY, 1939), moscas tsé-tsé (JACKSON, 1953), abelhas (VON FRISCH, 1950), grilos (RICHARDS & WALLOF, 1954; NAKAMURA *et al.* 1971; WHITE, 1970), mosquitos (SHEPPARD *et al.*, 1969; CONWAY *et al.*, 1974).

## 2.7. FICHAS DE CAMPO

Em projetos de CMLR é interessante fazer-se fichas que facilitem o trabalho no campo. Nessas fichas devem ser colocadas as informações mais pertinentes ao trabalho executado. Por exemplo, colocando o número dos indivíduos marcados e suas características (Tabela 2.1).

Tabela 2.1. Exemplo de ficha sumária de campo.					
AMOSTRA			3		data: 12-IV-89
#	sexo	idade	área	hora	observações
1	M	1	A	1330	
2	M	1	A	1400	
3	F	2	A	1422	
4	M	3	A	1510	
5	F	2	B	1600	ovipositando
6	F	1	B	1632	
7	M	3	A	1640	
8	M	2	A	1655	

Sempre passe a limpo e mantenha toda a informação diária das fichas em uma tabela deixada no laboratório, pois dados podem ser perdidos no campo. Use sempre um lápis ou caneta indelével para fazer as anotações no campo. Existem algumas firmas que fabricam cadernos de campo feitos de material plastificado que é resistente a água e canetas de ponta porosa com uma tinta indelével semelhante à tinta nanquim. Folhas de plástico destinadas à impressão *silk-screen* são à prova d'água e podem ser usadas para "fabricar" pequenas cadernetas de campo. O uso de gravadores portáteis agiliza o trabalho de campo mas só deve ser usado com equipamento de alta confiabilidade e por operadores com experiência anterior.

## 2.8. ORGANIZAÇÃO DOS DADOS BRUTOS DE CAMPO

A forma mais interessante de tratar os dados brutos de campo é a de colocá-los em forma de uma matriz de m colunas, representando cada uma das amostras e n linhas, representando cada indivíduo (Tabela 2.2). Deste tipo de matriz pode ser extraída toda a informação necessária aos diversos tipos de cálculos. Este tipo de arranjo foi proposto por MANLY & PARR (1968), mas serve para a análise por qualquer um dos métodos de CMLR conhecidos.

**Tabela 2.2.**

Matriz hipotética, com os dados do status de cada indivíduo em cada amostragem. Cada X representa uma captura ou recaptura do indivíduo.

# do indivíduo	AMOSTRAS													n
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	...
1	X			X	X			X						
2		X	X				X				X			
3			X	X				X		X	X		X	
...														
n				X										

Embora essas matrizes possam ocupar um bom espaço editorial, a sua forma de apresentação permite a qualquer um recuperar todos os dados originais e submetê-los a testes não feitos pelos autores ou a novos métodos não disponíveis à época da publicação. Nas simulações mostradas mais adiante serão apresentadas formas mais abreviadas para a economia de espaço.

Para a estimativa de parâmetros como o tamanho e densidade populacional e taxas de perda e ganho, use a notação da tabela 2.3 em lugar de simplesmente colocar um X.

**Tabela 2.3.**Notação usada na construção da matriz  $m \times n$ .

código	condição
-	caráter de preenchimento, antes de 1 (se existir) e depois de 4 ou 5, se existir
C	indivíduo capturado pela primeira vez
P	indivíduo presente (por que foi recapturado posteriormente) mas não coletado na amostra
R	recaptura intermediária
U	recaptura final
X	indivíduo coletado uma única vez

Para construir essas matrizes use folhas de papel quadriculado ou qualquer editor de textos que possa dar saída a textos no formato ASCII ou só texto ou use o editor do tipo bloco de notas do próprio Windows. A planilha Excel que roda em ambiente Windows é mais fácil de usar e só é limitada pelo tamanho do disco rígido disponível. A tabela 2.4 mostra uma matriz de exemplo com a notação da tabela 2.2 e explicações.

**Tabela 2.4.**

Matriz de exemplo, tipo  $m \times n$ , com os dados do status de cada indivíduo em cada amostragem. O indivíduo 1, p. ex., foi coletado pela primeira vez na amostra 2 e recapturado pela última vez na amostra 3. Já o indivíduo 2 foi coletado pela primeira vez na amostra 1 e recapturado nas amostras 2 e na 4. Na amostra 3 ele estava presente mas não foi avistado.

#	amostras
1	12345
2	-CU--
3	CRPU-
4	--CPU
5	CPPPU
6	-CRPU
7	--X--

Quando o deslocamento de cada indivíduo e a área de vida devem ser conhecidos, constrói-se uma matriz  $m \times n$  semelhante, só que em lugar das amostras, são colocados os pontos de captura e recaptura (Tabela 2.5).

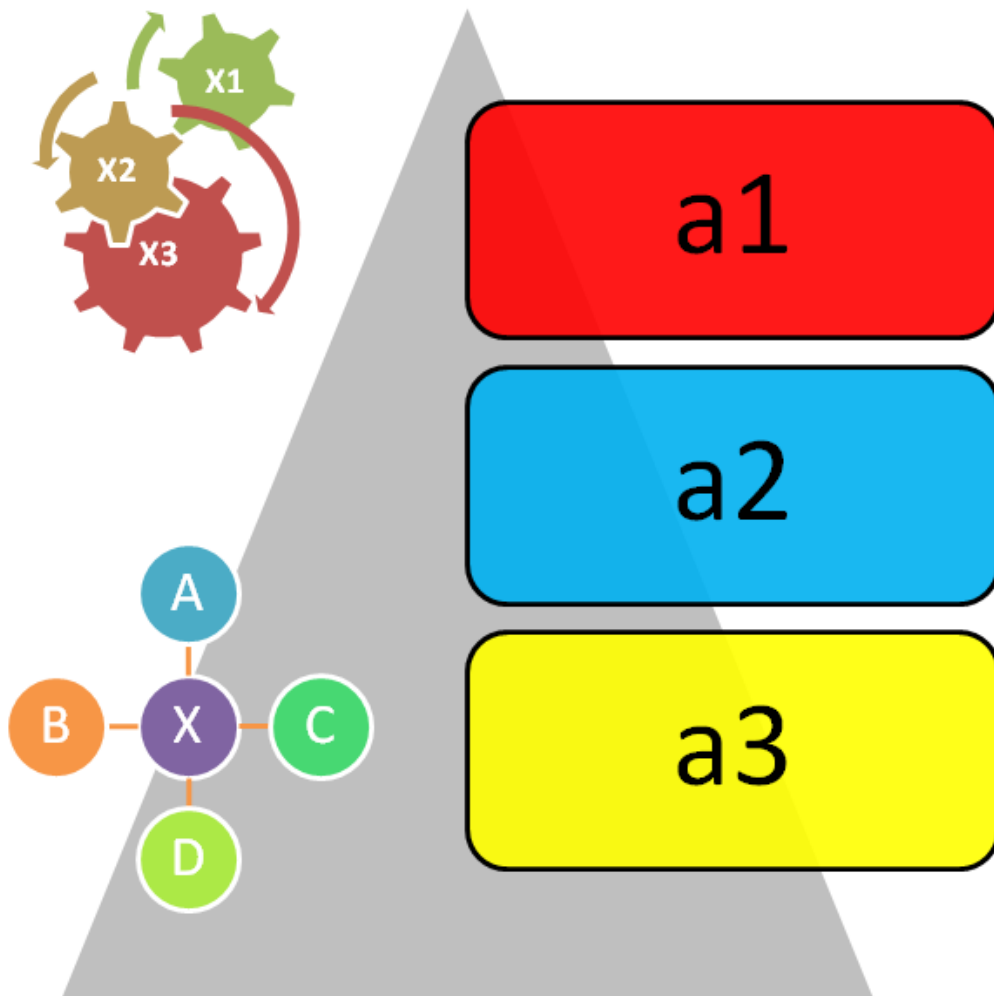
Tabela 2.5.

Matriz de exemplo, tipo  $m \times n$ , com os dados do deslocamento de cada indivíduo em cada ponto de amostragem. Verifique que o número de vezes que um indivíduo foi recapturado pode ser maior do que o apresentado na matriz da figura 5. Isso se deve ao fato de que podem ocorrer recapturas na mesma amostra. O indivíduo 6, p. ex., foi coletado 4 vezes em 4 amostras, mas aparece em 9 pontos diferentes de amostragem.

#	pontos de amostragem ABCDEFGHIJ
1	--X-----X-
2	X-X---XX--
3	--XX-----
4	---X--X---
5	XXXX--X---
6	XXX-XXXXXX
7	--X---X---

## Parte 3

# Parâmetros populacionais





### 3.1. TAMANHO E DENSIDADE POPULACIONAL

Muitos dos métodos de CMLR foram criados primariamente para estimar o tamanho de uma população. Mas estimar a densidade, que é o número de indivíduos por unidade de área, também é importante (Equação 3.1) porque os efeitos dependentes de densidade são sempre extremamente significativos na ecologia.

$$\text{densidade} = \text{número de indivíduos} / \text{área} \quad [\text{Eq. 3.1}]$$

No entanto, do ponto de vista da genética-ecológica, o tamanho de uma unidade demográfica ou deme não pode ser desprezado pois existe um tamanho mínimo de população que é viável. Principalmente em trabalhos de manejo e conservação, o conhecimento desse limiar de viabilidade é muito importante (GILPIN & SOULÉ, 1986).

A área pode ser aquela formada pela ligação de todos os pontos onde foram coletadas amostras. As populações podem ser grandes ou pequenas ou mais densas ou menos densas. Em lugar da área, pode ser usado o comprimento total do transeto linear que foi percorrido nas amostragens. Neste caso a densidade deverá ser dada em indivíduos por metro ou outra unidade linear (Equação 3.2).

$$\text{densidade linear} = \text{número total de indivíduos} / \text{comprimento do transeto} \quad [\text{Eq. 3.2}]$$

Para borboletas de lugares florestados, onde geralmente as coletas são feitas ao longo de picadas ou estradas, essa abordagem é mais realista, principalmente se o transeto for realmente reto, não permitindo a junção de pontos de recaptura para estimar áreas (ver mais adiante). O uso da densidade permite tornar populações comparáveis em diferentes locais ou em diferentes momentos. Quando se usa apenas o tamanho populacional, as estimativas só podem ser comparadas para a mesma área em datas diferentes.

As taxas de ganho (total recrutado + total recebido por imigração), perda (total morto + o total perdido por emigração) e diluição afetam o número de novos animais em uma população. Os dados de tamanho ou densidade (Tabela 3.1) dão uma idéia de como os resultados são expressos na forma numérica ou gráfica (Figura 3.1). As formas de estimar o tamanho e densidade populacional serão discutidas detalhadamente nos métodos mais à frente.

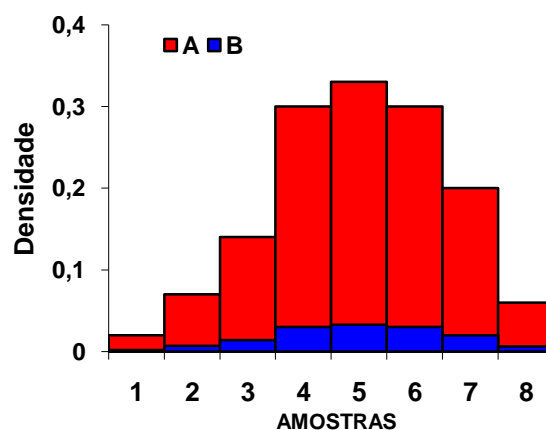
**Tabela 3.1.**

Tamanho e densidade populacional em 8 dias sucessivos de uma população-modelo teórica com 50 indivíduos adultos.  
(A) em uma área de 1000 m<sup>2</sup>; (B) em um transeito linear de 100 m.

A	dias após o aparecimento do primeiro adulto	número total de indivíduos na população	densidade (indivíduos por área de 1000 m <sup>2</sup> )
	1	2	2 / 1000 = 0,002
	2	7	7 / 1000 = 0,007
	3	14	14 / 1000 = 0,014
	4	30	30 / 1000 = 0,030
	5	33	33 / 1000 = 0,033
	6	30	30 / 1000 = 0,030
	7	20	20 / 1000 = 0,020
	8	6	6 / 1000 = 0,006
B			densidade linear (indivíduos por transeito de 100 m)
	1	2	2 / 100 = 0,02
	2	7	7 / 100 = 0,07
	3	14	14 / 100 = 0,14
	4	30	30 / 100 = 0,30
	5	33	33 / 100 = 0,33
	6	30	30 / 100 = 0,30
	7	20	20 / 100 = 0,20
	8	6	6 / 100 = 0,06

**Figura 3.1.**

Representação gráfica da densidade populacional em 8 dias sucessivos de uma população hipotética com 50 indivíduos adultos (dados da tabela 3.1). (A) Densidade em uma área de 1000 m<sup>2</sup>; (B) em um transeito linear de 100 m.



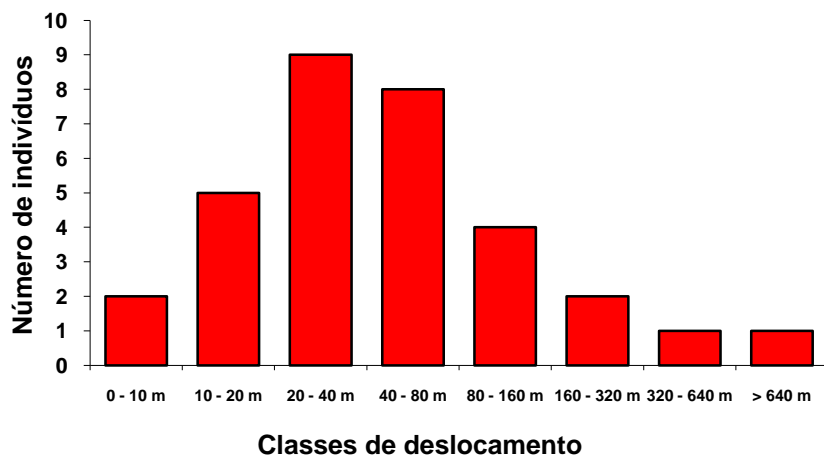
### 3.2. DESLOCAMENTO, ÁREA DE VIDA E DISPERSÃO

O deslocamento individual em linha reta é conhecido pelos dados de recapturas e pode ser representado em tabelas (Tabela 3.2) ou gráficos de deslocamento (Figura 3.2).

**Tabela 3.2.**

Deslocamento máximo, em metros e em linha reta, de 32 indivíduos recapturados de uma espécie A.

classe de deslocamento	frequência
0 - 10 m	2
10 - 20 m	5
20 - 40 m	9
40 - 80 m	8
80 - 160 m	4
160 - 320 m	2
320 - 640 m	1
> 640 m	1



**Figura 3.2.**  
Gráfico do deslocamento máximo (m) em linha reta de 32 indivíduos recapturados de uma espécie A.

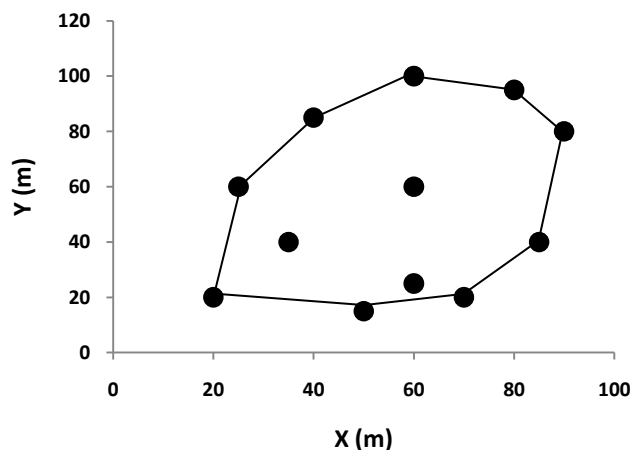
Uma revisão sobre os estudos de área de vida foi feita por MOHR (1965). Gráficos dos deslocamentos individuais normalmente são representados por diagramas de dispersão que representam os lugares por onde os indivíduos foram avistados (CARPENTER, 1934); representam as trilhas por onde indivíduos passaram, como é o caso de formigas da floresta, *Formica rufa* (ELTON, 1932); representam linhas retas para muitas espécies de pássaros ou grandes mamíferos que são observados diretamente (NICE, 1937) ou polígonos para pequenos mamíferos e insetos amostrados pelo método de CMLR, com ou sem o uso de armadilhas.

Um dos problemas que surge no estudo da área de vida é o fato de que quando os indivíduos são observados e/ou coletados em amostragens sucessivas, os pontos nos quais cada um será encontrado formarão uma grade de unidades discretas em contraponto ao deslocamento que é um evento contínuo. Se por exemplo, usarmos um sistema de armadilhas colocadas a intervalos regulares ou não e capturarmos e recapturarmos indivíduos dentro dessa rede ficaremos sem saber como e quanto é o deslocamento para fora. O mesmo vale, por exemplo, para coletas feitas aleatoriamente com rede entomológica. Isso pode ser evitado, se um sistema muito grande de interceptação seja montado.

No método da área mínima, os pontos de recaptura são plotados e um sistema cartesiano e os pontos mais extremos unidos (Figura 3.3) (MOHR, 1947; ODUM & KUENZER, 1955).

**Figura 3.3.**

Sistema de coordenadas cartesianas onde são plotados os 13 pontos de recaptura de um indivíduo de uma espécie A.



Esse método tem a vantagem de que não existe nenhuma premissa *a priori* a respeito da forma da área de vida dos indivíduos da espécie que se está estudando. No entanto, com esse método o pesquisador deve ter o cuidado de eliminar eventuais "saídas acidentais fora da área" (JORGENSEN & TANNER, 1963). Todos os ângulos reentrantes devem ser evitados.

A informação de captura-recaptura coletada pode ser feita não só pontualmente (o que demandaria um consumo de energia muito grande) mas também por unidades discretas de amostragem como quadrados. A área de vida pode ser calculada decompondo o polígono formado usando a área de um triângulo qualquer, dada pela equação 3.3.

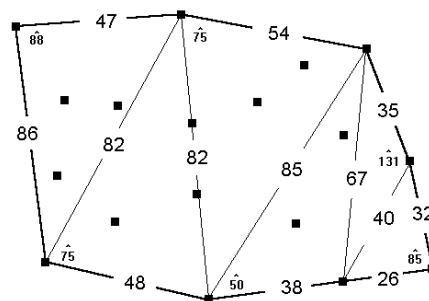
$$\text{área de vida} = 0,5 \cdot a \cdot b \cdot \text{SEN } C \text{ [Eq. 3.3]}$$

Onde  $a$  e  $b$  são os comprimentos dos lados  $a$  e  $b$ , que formam o ângulo  $C$  do triângulo. A área do polígono será da pela somatória das áreas dos triângulos que o formam.

No exemplo abaixo (Figura 3.4) são representados 18 pontos de captura-recaptura de um indivíduo de uma espécie A. Na determinação da área de vida mínima, só são considerados 16 dos 18 pontos, pois dois deles estão dentro do polígono formado pela junção dos pontos. Calculando-se separadamente a área de cada um dos 6 triângulos formados, chega-se a uma área total de 7.816,41 m<sup>2</sup>.

Figura 3.4.

Dados de 18 recapturas de um indivíduo de uma espécie A de borboleta.



Se a área de vida de vários indivíduos for conhecida, pode-se trabalhar com os valores médios. É importante que o sexo do indivíduo seja conhecido, pois em muitas espécies de borboletas os machos e fêmeas têm áreas de vida muito diferentes.

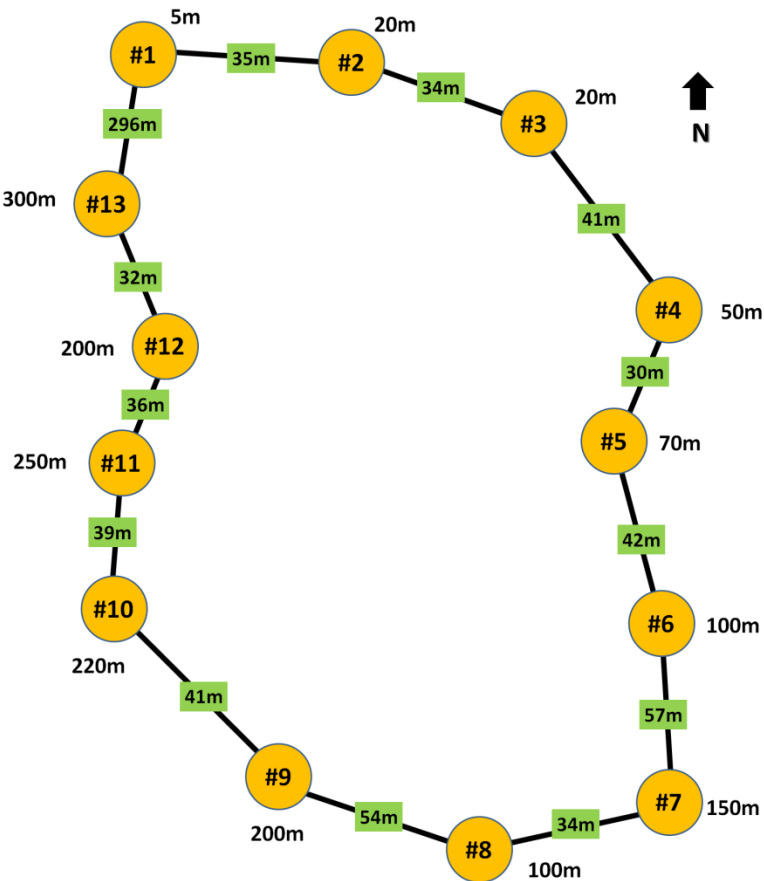
Se as coletas forem feitas por sistemas de armadilhas, estas deverão ser dispostas em uma grade à distâncias regulares. Os erros provenientes da amostragem em uma área menor do que a de toda a população foram discutidos de forma clara em WHITE *et al.* (1987).

Na detecção da dispersão, ou seja, a saída de indivíduos de uma população para outra usa-se a mesma metodologia do deslocamento. A diferença é que a área coberta deve ser muito maior. Uma das virtudes do método de CMLR é a detecção de populações dentro de unidades que anteriormente o pesquisador achava que eram homogêneas. Geralmente, os resultados de trocas de indivíduos entre pontos de amostragem de CMLR permitem detectar se existem unidades isoladas ou não (Figura 3.5).

Figura 3.5.

Detecção de unidades isoladas (metapopulações) dentro de “população” anteriormente considerada homogênea.

Os círculos alaranjados indicam os pontos de amostragem (# seguido de um número). O ponto #1 está a uma altitude de 5 m e o ponto #13 a 300 m. O transeito do ponto #1 ao #13 tem 2.710 m. Como cada ponto está a uma altitude diferente, as distâncias reais, em linha reta entre cada ponto são dadas pela hipotenusa do triângulo retângulo formado pela distância entre os pontos e sua diferença de altitude. Por exemplo a distância real em linha reta entre os pontos #1 e 13 é de 225 m e não 25 m. As trocas de indivíduos entre cada ponto está indicada pelas setas. A matriz dos 13 pontos indica a troca de indivíduos entre cada um deles.



	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
1	-	35											296
2	30	-	34										
3	20	20	-	41									
4	12	17	15	-	30								
5	7	15	11	12	-	42							
6	1	2	3	2	5	-	57						
7	0	0	0	0	1	1	-	34					
8	0	0	0	0	0	0	1	-	54				
9	0	0	0	0	0	0	0	3	-	41			
10	0	0	0	0	0	0	0	1	7	-	39		
11	0	0	0	0	0	0	0	0	2	12	-	36	
12	0	0	0	0	0	0	0	0	1	7	13	-	32
13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	9	15	-

Tabela 3.3. Matriz de troca de indivíduos marcados entre os 13 pontos de amostragem da Figura 3.5. Células alaranjadas com os valores das trocas e células verdes com os valores das distâncias entre os pontos.

### 3.3. CARACTERÍSTICAS DA POPULAÇÃO

Em todas as populações de borboletas, há uma heterogeneidade em relação à idade dos indivíduos componentes. Nessas populações existe certo número de jovens ou imaturos, de adultos maduros e de velhos. Dependendo da espécie em estudo, as unidades de idade podem ser expressas como horas, dias, semanas, meses ou, mais raramente, anos. Em alguns casos, os indivíduos podem receber não uma classificação etária, mas sim uma denominação que representa um estágio no ciclo de vida como ovo, larva, pupa, adulto, ninfa, etc.

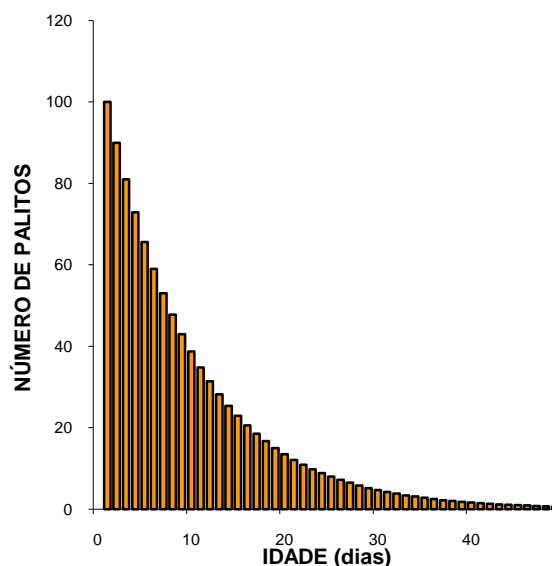
Devemos lembrar que muitas espécies de borboletas são semélparas, ou seja, cada indivíduo só tem uma atividade reprodutiva, e a geração dos pais nunca encontra a dos filhos. Outras são iteróparas, com uma atividade reprodutiva contínua, tendo geralmente uma sobreposição de gerações. Essas diferentes estratégias irão requer diferentes abordagens na estimativa desses parâmetros.

Os indivíduos componentes de uma população podem morrer por várias causas: predação, doença, fome, condições meteorológicas adversas, acidentes e velhice ou senescência sendo que o nascimento e a morte são eventos únicos para cada indivíduo RICKLEFS (1973). Deveríamos esperar que indivíduos mais velhos tivessem maior probabilidade de sobrevivência já que eles já estariam mais bem adaptados ao seu ambiente, teriam aprendido a fugir de predadores e adquirido uma quantidade de anticorpos razoável contra muitas doenças, entre outras características. No entanto, é um caráter da população, a medida da probabilidade de um indivíduo sobreviver ou morrer em um intervalo particular de idade, estimada respectivamente pelas taxas de sobrevivência e de mortalidade.

Um exemplo bastante elucidativo é o de fósforos em uma caixa, similar ao exemplo dado por MEDAWAR (1957) usando tubos de ensaio de um laboratório químico como modelo. Suponhamos que em uma caixa existam 100 palitos de fósforo e que todo dia 10% deles sejam usados. Isto significa que a cada dia, 10 palitos são queimados ao acaso e novos são adicionados para substituí-los. Este exemplo é determinístico, mas poderia facilmente ser modificado para se tornar estocástico. Todos os novos fósforos que vão sendo incorporados aos existentes têm gravado neles a data de incorporação de forma que sua idade em dias pode ser conhecida a qualquer momento. Cada um dos palitos tem exatamente a mesma probabilidade de sobrevivência de um dia para outro que é dada pela razão 90/100 ou 0,9. Com isto, inicialmente os palitos mais velhos têm a mesma taxa de mortalidade que os novos não havendo portanto senilidade, e todos os tubos são potencialmente imortais. A probabilidade de não ser queimado durante dois dias, é dada pelo produto da probabilidade em cada dia isoladamente ou  $0,9 \times 0,9 = 0,9^2 = 0,81$ , para três dias, teremos  $0,9 \times 0,9 \times 0,9 = 0,9^3 = 0,729$ , e assim por diante. Depois de alguns meses, a “população” de palitos atingirá uma distribuição de idades estável, com 10 palitos com 0 dias de idade, 9 com 1 dia de idade, 8,1 com 2 dias de idade,..., e menos de um palitos com mais de 44 dias, totalizando os 100 palitos (Figura 3.6).

Figura 3.6.

Curva de sobrevivência dos palitos de fósforo do exemplo.



Estes são os números esperados, e alguma variação aleatória deve ser esperada. Quando este estágio é atingido, os palitos “mais jovens” estarão presentes em maior número que os palitos mais velhos. Praticamente nenhum dos palitos deverá ter mais do que 5 meses de idade embora cada um tenha inicialmente uma quase imortalidade. Atribuindo a cada um dos 90 palitos sobreviventes a cada dia, uma taxa de reprodução de 0,11 ( $= 1/9$ ) correspondente a reposição dos 100 palitos, iremos assumir que a fecundidade não se modifica com a idade mas a proporção dos palitos que se reproduzem sim. As classes etárias mais novas contribuem com novos palitos em maior proporção do que as classes mais velhas, simplesmente porque estão em maior número. Além disso, nas classes etárias mais novas, a expectativa de produção de novos descendentes ou o valor reprodutivo total, também é mais alto. Por isso, na população exemplificada, igualmente fecunda e potencialmente imortal, o valor reprodutivo de cada indivíduo permanece constante com a idade.

Se assumirmos que os palitos de fósforo do exemplo possam ter genes e que apareça um mutante cuja expressão fenotípica seja ter uma maior facilidade de queima, ele fará com que os seus portadores tenham sua probabilidade de sobrevivência diminuída. Este mutante estará em desvantagem e será eventualmente eliminado da população. Consideremos então que apareça também outro conjunto de genes em um loco diferente, capaz de controlar a época que o gene para maior facilidade de queima possa se expressar. Alguns alelos irão fazer com que o gene se expresse mais cedo e outros mais tarde. É lógico que o gene com modificadores para expressão mais tarde tem vantagens sobre o gene com modificadores para a expressão mais cedo, porque neste caso, ele terá uma sobrevivência maior e poderá produzir mais descendentes. Assim, embora o gene para maior facilidade de queima seja gradualmente eliminado por seleção, os modificadores para expressão mais tarde irão se acumulando em detrimento dos modificadores para expressão mais cedo. Quanto mais tarde apareça o gene para maior facilidade de queima, mais normal será o palito de fósforo em relação à sua contribuição para as futuras gerações de palitos de fósforo. No extremo, depois que o valor reprodutivo chegar a zero, a seleção natural, que opera somente pelo sucesso reprodutivo diferencial, não poderá mais adiar a expressão de sua senescência expressa fenotipicamente. Por isso, tratos que foram adiados para a expressão tardia em idades avançadas pela seleção dos genes modificadores são

efetivamente removidos da população. Usa-se o termo lata de lixo genética, para designar as idades avançadas em uma população. O processo seletivo que adia a expressão de um gene deletéria, é chamado de recessão do efeito fenotípico de um alelo.

Um processo equivalente, mas em direção oposta, ocorre com os genes benéficos, e neste caso a seleção natural faz com que sua expressão apareça muito mais cedo de forma que o seu possuidor possa maximizar os benefícios da sua posse. Neste caso o evento é denominado de precessão do efeito benéfico de um alelo.

No exemplo dos palitos de fósforo, a reprodução se inicia imediatamente e o valor reprodutivo é constante durante toda a vida. Em populações reais a reprodução demora um certo tempo a acontecer e depois cai com o aumento da idade de forma que os indivíduos de idade intermediária têm a maior expectativa de formar uma prole. Nesta situação, os genes deletérios que tendem a se expressar depois da idade de pico reprodutivo podem ser adiados pela seleção de modificadores apropriados, mas aqueles que se expressam antes do período de pico podem ser outro caso, particularmente se eles previnem os seus possuidores de se reproduzir. É difícil de visualizar como a seleção atuando sobre o possuidor destas características pode adiar o seu tempo de expressão.

O conhecimento da estrutura etária é importante porque a distribuição de idades afeta o crescimento e a dinâmica populacional. Os dados da estrutura etária permitem construir tabelas de mortalidade específica por idade, sobrevivência e expectativa de vida, formando no final uma tabela de vida, cuja criação se deve a DEEVEY (1947), onde também taxas de crescimento também podem ser estimadas. Exemplos de construção de tabelas de vida são encontrados em BROWER & ZAR (1984), EBERHARDT (1969), GOODMAN (1969), KEIFITZ (1968), KREBS (1989), QUICK (1963), RICKLEFS (1973), SEBER (1973), SOUTHWOOD (1980) E VARLEY & GRADWELL (1970).

Os resultados obtidos da construção devem ser tomados com cuidado se não tiverem sido amostrados de maneira adequada. Quando as tabelas foram criadas, os autores tinham em mente que os dados para a construção deveriam ser originários de censos completos e não amostras de parte de uma população por isso os parâmetros determinados não possuem uma medida de erro.

### 3.4. A ESTRUTURA ETÁRIA DE UMA POPULAÇÃO

Coletar dados para uma análise de um processo populacional é bastante simples sendo preciso estimar apenas os aumentos e diminuições da população devidos a diferentes processos. Com sorte, a mudança líquida no tamanho populacional será igual a soma algébrica dos efeitos estudados em todos os processos. Mas algumas vezes algum ganho ou perda no número da população serão perdidos (isso as vezes acontece nos cadernos de anotações mas não se desespere).

Devemos considerar as diferenças não atribuídas na mudança de tamanho populacional como um efeito de algum fator desconhecido e de um nome a ele como "mortalidade de inverno" ou "doença misteriosa". Pesquisa adicional pode ser feita mais tarde para estudar esses processos desconhecidos.

Os processos ecológicos são usualmente específicos para a idade ou estágio de um indivíduo. Por isso, eles devem ser observados em relação ao estágio do ciclo de vida. Esta informação é geralmente chamada de **tabela de vida**. Dois tipos de tabelas de vida são mais comuns: o dependente de idade e o dependente de estágio.



A proporção dos indivíduos de uma determinada classe em relação ao total dentro da população é chamada de estrutura etária da população. Para obter esses dados, existem três tipos de abordagem (Tabela 3.3).

**Tabela 3.3.**

Abordagens para a obtenção da estrutura etária de uma população.

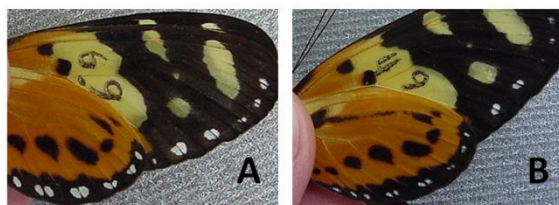
- |    |   |
|----|---|
| a. | <b>Abordagem horizontal ou dinâmica</b> que é específica por idade. Nela estuda-se uma <b>coorte</b> , que é um grupo de indivíduos que nasceu ao mesmo tempo. Conhecendo a idade desse grupo, segue-se cada indivíduo, até que todos tenham morrido. Geralmente só é aplicável em populações criadas em cativeiro ou laboratório. Para borboletas só é viável quando uma coorte de adultos derivados de larvas criadas em laboratório é liberada no campo para ser acompanhada. Mesmo assim a data da morte de cada um será estimada pelo seu desaparecimento e dificilmente saberemos se a perda foi ou não ocasionada por emigração. |
| b. | <b>Abordagem vertical.</b> Nela estudam-se os dados de idades de toda a população em um tempo dado. Nesse caso todas as coortes são examinadas ao mesmo tempo. Aqui se assume que a estrutura etária da população é <b>estável</b> e que a as taxas de natalidade e mortalidade são constantes.   |
| c. | <b>Estudo da idade da morte de componentes da população.</b> Neste caso, em métodos de CMLR com insetos, haverá uma subestimativa da idade da morte pois geralmente admite-se como data da morte a data da última recaptura. Também aqui dificilmente saberemos se a perda foi ou não ocasionada por emigração.   |

As classes etárias podem ser amostradas pela coleta aleatória de indivíduos na população. Aqui deve-se distinguir amostras sem e com reposição. A idade máxima de insetos é muito variável entre e dentre grupos e aí um conhecimento da biologia do táxon estudado torna-se indispensável.

Para alguns grupos é possível correlacionar determinadas condições com a idade absoluta do indivíduo. Em borboletas, por exemplo, é comum se associar uma idade a um adulto com determinadas condições do recobrimento de escamas do corpo e asas (Figura 3.7).

**Figura 3.7.** Cinco tipos de "idade" associadas a adultos da borboleta *Melinaea ludovica parayia* (Nymphalidae: Ithomiinae) pelas condições gerais das asas e corpo em um estudo rápido feito em Picinguaba, Ubatuba, SP em fevereiro de 2005. Os números são marcas feitas para identificar cada indivíduo.

**MUITO NOVA**



**NOVA**



**INTERMEDIÁRIA**



**VELHA**



**MUITO VELHA**



Em outros grupos de insetos, o tamanho dos indivíduos geralmente está correlacionado com sua idade. Neste método só precisamos conhecer o número de indivíduos por classe etária e não a idade exata de cada um.

O número de indivíduos em cada classe de idade pode ser plotado em um histograma horizontal formando uma pirâmide. A idade é colocada no eixo vertical e o número ou proporção dos indivíduos no eixo horizontal. Nesse caso, uma pirâmide simétrica deverá aparecer, pois os dados de machos são colocados de um lado e o das fêmeas do outro (Figura 3.8). Pirâmides de idades são importantes na comparação entre populações de diferentes locais ou da mesma população à diferentes intervalos de tempo.

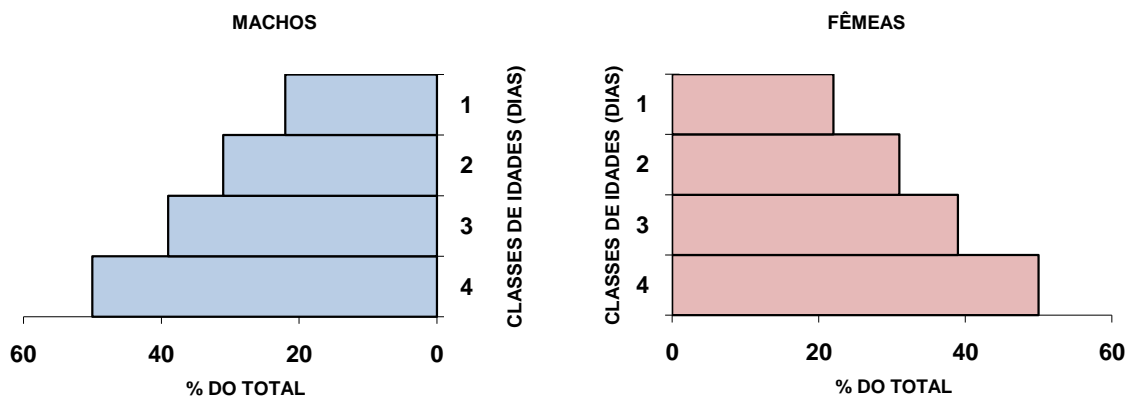


Figura 3.8.

Exemplo de pirâmide de idades onde cada sexo é representado separadamente.

Uma outra forma de representar a estrutura etária da população, em cada amostra ou data, é pelo uso de gráficos de coluna ou de área (Figura 3.9) onde para cada amostra, são representadas as porcentagens de cada classe de idade presente na população. Neste tipo de representação é interessante agrupar as idades em classes, pois quando o número delas é maior do que seis o gráfico começa a ficar difícil de interpretar. Embora as idades sejam agrupadas em classes discretas e o gráfico de barras seja a representação mais correta, usa-se também a representação pelos gráficos de área, que para alguns é mais fácil de interpretar.

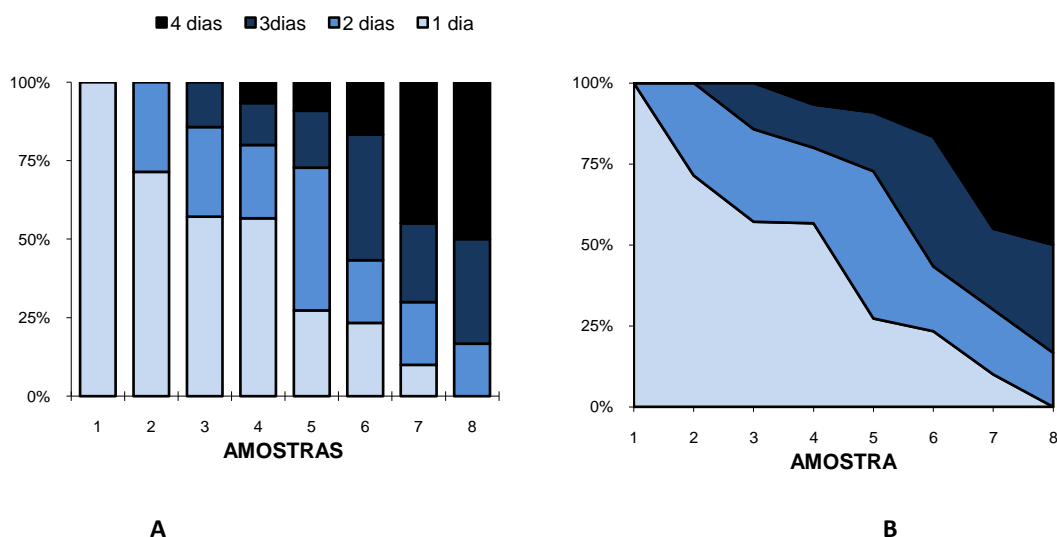


Figura 3.9.

Exemplo de gráficos de estrutura etária de uma população. Cada sexo deve ser representado separadamente. (A) Gráfico de colunas. (B) Gráfico de área.

Verifique também, que quanto maior o número de classes etárias, maior deve ser o tamanho da população para que a representatividade seja proporcional. Nada pode alterar o fato de que o erro padrão de uma proporção nunca pode ser menor do que  $\sqrt{pq/n}$ . Por exemplo, para obter um intervalo de confiança de 95% para que 2% da população esteja nessa faixa, devemos contar pelo menos 10.000 indivíduos (LEWONTIN, 1974).

Os dados podem também ser agrupados em classes. Este agrupamento pode servir para se ter uma visualização melhor sobre o conjunto, mas faz com que parte da informação seja perdida. A forma

com que as classes são construídas é, portanto, muito importante na melhoria ou não da interpretação posterior dos resultados obtidos. O agrupamento das classes de idades deve ser feito em intervalos que reflitam de algum modo características biológicas dos indivíduos e proporcional ao tamanho da população.

A estrutura etária é dependente de muitos fatores como a longevidade, taxa de crescimento populacional ou a taxa de mortalidade, que podem ou não estar relacionadas à influências do ambiente.

Como regra geral, uma população em crescimento terá uma maior proporção de elementos jovens enquanto que uma população estável não deverá ter nenhuma modificação no número de indivíduos em cada classe etária. Uma população em declínio mostrará um número maior de velhos com uma diminuição proporcional nas classes mais jovens.

### 3.5. TAXAS DE SOBREVIVÊNCIA

A taxa de sobrevivência que normalmente é usada, simbolizada por  $\phi$  é uma taxa do tipo finita, ou seja, é dada pela razão entre o número de indivíduos vivos no final de um período de tempo e o número inicial (Equação 3.4).

$$\phi = N_t / N_0 \text{ [Eq. 3.4]}$$

Se o intervalo de tempo for um dia, por exemplo, a taxa será diária. Este tipo de taxa varia entre 0 e 1.

A taxa de sobrevivência também pode ser expressa como uma taxa do tipo instantânea. Se o número de mortes em um período pequeno de tempo é proporcional ao número total de indivíduos, a taxa de diminuição poderá ser descrita por uma equação geométrica (Equação 3.5).

$$iN = dN / dt \text{ [Eq. 3.5]}$$

onde:

$N$  = número de indivíduos;

$i$  = taxa instantânea de mortalidade

$t$  = tempo

Na forma de integral teremos a equação 3.6.

$$N_t = N_0 \cdot e^{-i \cdot t} \text{ [Eq. 3.6]}$$

onde:

$N_t$  = número de indivíduos no tempo  $t$

$N_0$  = número de indivíduos no início do período de tempo

Quando o valor do período de tempo é 1 e usamos logaritmos, ficamos com a equação 3.7.

$$i = \ln (N_t / N_0) \text{ [Eq. 3.7]}$$

Desde que  $N_t / N_0$  é a taxa finita de sobrevivência (Equação 5), iremos obter uma relação do tipo:  $LN$  (taxa de sobrevivência finita) = taxa de mortalidade instantânea.

Os valores da taxa de mortalidade instantânea são sempre negativos e variam de 0 a  $-\infty$ . Os dois tipos de taxa devem ser expressos com uma unidade de tempo (Equação 3.8) sendo que esta equação pode ser convertida na equação 3.9.

$$\text{taxa de mortalidade finita} = 1 - \text{taxa de sobrevivência finita} \quad [\text{Eq. 3.8}]$$

$$\text{taxa finita de mortalidade} = 1 - e^{\text{taxa instantânea de mortalidade}} \quad [\text{Eq. 3.9}]$$

Embora as taxas instantâneas sejam úteis no ponto de vista matemático, elas são menos intuitivas para nós do que as taxas finitas. Além disso, devemos tomar cuidado na comparação de taxas que não foram obtidas na mesma unidade de tempo sendo que os passos para a conversão são:

1. Converter a taxa de sobrevivência finita observada em taxa de mortalidade instantânea pela equação 3.9;
2. Ajustar a taxa de mortalidade instantânea a um período de tempo padronizado (por exemplo, 1 dia, 1 mês, etc.) pela equação 3.10. Sendo que  $t_s$  = intervalo de tempo padronizado e  $t_o$  = intervalo de tempo observado.
3. Converter a taxa de mortalidade instantânea ajustada de volta para a taxa finita pelas equações 3.9 e 3.10.

$$\text{taxa de mortalidade instantânea ajustada} = \text{taxa de mortalidade instantânea observada} \cdot (t_s / t_o) \quad [\text{Eq. 3.10}]$$

### 3.6. TABELAS DE VIDA

Existem 6 maneiras diferentes para se construir uma tabela de vida (Tabela 3.4) que dependem muito do tipo de organismo que se está estudando (CAUGHLEY 1977).

Na tabela de vida são compiladas algumas estatísticas para cada classe etária ou coorte, designadas por  $x$ . Os dados são geralmente coletados como número de indivíduos em cada classe.  $L_x$  é o número de indivíduos na classe etária  $x$ . Assume-se que  $L_x$  seja o número de sobreviventes no valor médio da classe  $x$ . No exemplo (Tabela 3.5) assumimos que 107 indivíduos com 0,5 dias de idade estão vivos no meio da classe entre 0 e 1 dia. Isso significa que sua idade real deve estar dentro desse intervalo.

Geralmente na construção de tabelas de vida nos estudos de CMLR, são usados os dados da frequência do número de indivíduos mortos em cada classe de idades. As frequências de cada classe são somadas e cada valor individual dividido por essa somatória e multiplicado por 100 ou 1000. O valor da classe 1 deve ser subtraído de 100 ou 1000 e cada valor seguinte, subtraído do anterior. Esses serão os valores de  $l_x$  a serem colocados na tabela de vida.

**Tabela 3.4.**  
Maneiras de se construir uma tabela de vida.

<b>Método 1.</b>	<b>A idade da morte é observada diretamente</b>	O número de indivíduos que morrem a intervalos sucessivos de tempo é anotado para um grupo de indivíduos nascidos (ou recrutados) ao mesmo tempo. Este é o tipo mais preciso de análise porque está baseado em uma coorte única que é seguida através do tempo. Neste caso, os dados são entrados na coluna dx da tabela de vida e as outras derivadas desta.
<b>Método 2.</b>	<b>O número de indivíduos vivos de uma coorte é observado em sucessivos intervalos de tempo.</b>	Estes dados são similares aos obtidos, exceto que o que é usado é o número de indivíduos sobreviventes e não de mortos. Este tipo de dados também é preciso e específico para a coorte estudada. Os dados observados são entrados na coluna nx.
<b>Método 3.</b>	<b>A idade da morte de várias coortes é observada.</b>	Os indivíduos são marcados ao serem recrutados e a idade de sua morte é observada, como no método 1. Mas aqui, diferentes coortes são observadas em diferentes condições. Estes dados são geralmente tratados como se os indivíduos pertencessem a uma única coorte.
<b>Método 4.</b>	<b>A estrutura etária é observada diretamente.</b>	O número de indivíduos da idade x na população é comparado com o número daqueles que morrem antes de atingirem a idade x+1. O número de mortes nesta classe etária é observado, e dividido pelo número total existente no início do intervalo de tempo, dando a estimativa de $q_x$ diretamente. Aqui o número de indivíduos deve ser contado diretamente por um censo e não pode estar baseado em amostras.

Cada um dos 4 métodos anteriores são métodos gerais que não requerem premissas sobre a estabilidade da população ou sobre sua estrutura etária. Os dois métodos seguintes já são mais exigentes e requerem que se conheça pelo menos a taxa de crescimento da população e está tenha uma distribuição estável de idades.

<b>Método 5.</b>	<b>A idade da morte é observada na população com uma distribuição estável de idades e uma taxa de crescimento conhecida.</b>	O número de indivíduos mortos na população com a idade conhecida é observado diretamente. Neste caso, o método só é aplicável para espécies, cujos indivíduos ao morrerem, deixam restos que podem ser reconhecidos e relacionados com sua idade, como no caso de crânios de vertebrados. Aqui o número de indivíduos mortos em cada classe etária será colocado diretamente na coluna dx. Deve ser aplicada uma correção que é dada pela equação 12, onde $r$ = taxa instantânea de crescimento.  $d'x = dx \cdot e^{-rx}$ [Eq. 3.11]
<b>Método 6.</b>	<b>A distribuição de idades é sempre observada na população com uma distribuição estável de idades e uma taxa de crescimento conhecida.</b>	O número de indivíduos mortos na população com a idade conhecida é observado diretamente por amostragem. O número de indivíduos recrutados é calculado pelas taxas de fecundidade. Aqui o número de indivíduos mortos em cada classe etária será estimado indiretamente pela equação 13, onde $r$ = taxa instantânea de crescimento; $l_x$ a proporção de indivíduos vivos no início da classe de idade $x$ ; $n_x$ = número de indivíduos observados entre a classe $x$ e $x+1$ e $n_0$ = número estimado de recrutas dado pela equação de fecundidade.  $L_x = (n_x \cdot e^{-rx}) / n_0$ [Eq. 3.12]

**Tabela 3.5.**  
Tabela de vida de uma população da borboleta imaginária.

classe de idade (dias)	valor médio da classe de idade (dias)	intervalo de idade ou coorte	número no intervalo ou coorte	número inicial	número que morre durante $x$	probabilidade de morrer durante $x$	probabilidade de sobreviver durante $x$	número de insetos-dia que ainda restam para viver	expectativa de vida (dias)
		$x$	$L_x$	$l_x$	$dx$	$q_x$	$s_x$	$T_x$	$e_x$
0-1	0,5	0	107,0	124	34	0,27419	0,72581	232,0	1,9
1-2	1,5	1	85,0	90	10	0,11111	0,88889	125,0	2,4
2-3	2,5	2	65,0	80	30	0,37500	0,62500	65,0	2,2
3-4	3,5	3	35,0	50	30	0,60000	0,40000	35,0	1,2
4-5	4,5	4	12,5	20	15	0,75000	0,25000	12,5	0,8
5-6	5,5	5	2,5	5	5	1,00000	0,00000	2,5	0,5

### 3.7. TABELAS DE VIDA DEPENDENTES DE IDADE

As tabelas de vida dependentes de idade mostram a sobrevivência ou mortalidade dos indivíduos e a taxa de reprodução (frequência maternal) como função da idade. Na natureza, as taxas de mortalidade e reprodução podem depender de numerosos fatores: temperatura, densidade populacional, etc. Quando se constrói uma tabela de vida, o efeito desses fatores é ponderado. Só a idade é considerada como o fator que determina a mortalidade e a reprodução. Como é mais difícil de ser usada com borboletas ela não será exemplificada aqui.

### 3.8. CURVAS DE SOBREVIVÊNCIA E MORTALIDADE

As tabelas de vida podem ser melhor analisadas se os seus dados forem transformados em gráficos. O gráfico mais usado é o que representa a curva de sobrevivência. Esse gráfico é construído plotando-se o número de sobreviventes na classe  $x$  ( $l_x$ ), contra a idade na classe  $x$ . Ele mostra em qual idade as taxas de mortalidade são altas ou baixas.

Em outras palavras, a curva de sobrevivência representa a sobrevivência dos indivíduos desde o nascimento até a idade máxima que a espécie analisada pode chegar. Geralmente o eixo  $y$  é colocado em escala logarítmica e representa uma fração decimal dos sobreviventes em função da idade. Se as idades forem transformadas em porcentagens ou decimais do valor máximo, curvas de diferentes espécies, com diferentes idades máximas podem ser comparadas.

Para outras espécies de organismos, essas curvas podem ter vários aspectos como a dos carneiros domésticos (CAUGHLEY 1967) ou a do pássaro *Vanellus vanellus* (ventoinha "lapwing" ou tarambola verde "green plover") na Inglaterra (DEEVEY 1947). Em *Vanellus*, a curva de sobrevivência é exponencial (com crescimento negativo). Isso significa que a taxa de sobrevivência é independente da idade e em escala logarítmica a curva de sobrevivência torna-se uma linha quase reta. Já a mortalidade dos carneiros geralmente aumenta com a idade e a inclinação da curva de sobrevivência torna-se mais íngreme no seu final sendo que a espécie humana tem uma curva similar.

A mortalidade específica para a idade é estimada usando as equações 3.13 e 3.14.

$$N_1 = N_0 * R \quad [\text{Eq. 3.13}]$$

$$N_t = N_0 * R^t \quad [\text{Eq. 3.14}]$$

DEEVEY (1947) baseado em PEARL (1928) e PEARL & MINER (1935), propôs três tipos diferentes de curvas de sobrevivência. Outros autores como BEVERTON & HOLT (1957) e SITTE (1943), propuseram a curva tipo V e SLOBODKIN (1962) acrescentou o tipo IV. Atualmente são reconhecidos cinco tipos de curvas de sobrevivência, chamadas de tipo I, II, III, IV e V (Tabela 10).

As características dessas curvas (Figura 3.10.A) permitem visualizar diferentes padrões populacionais. Da mesma forma, existem cinco tipos de curvas de mortalidade em função da idade (Figura 3.10.B), com as mesmas denominações das curvas de sobrevivência. Esses gráficos mostram, de uma forma diferente, as mesmas coisas que as curvas de sobrevivência.



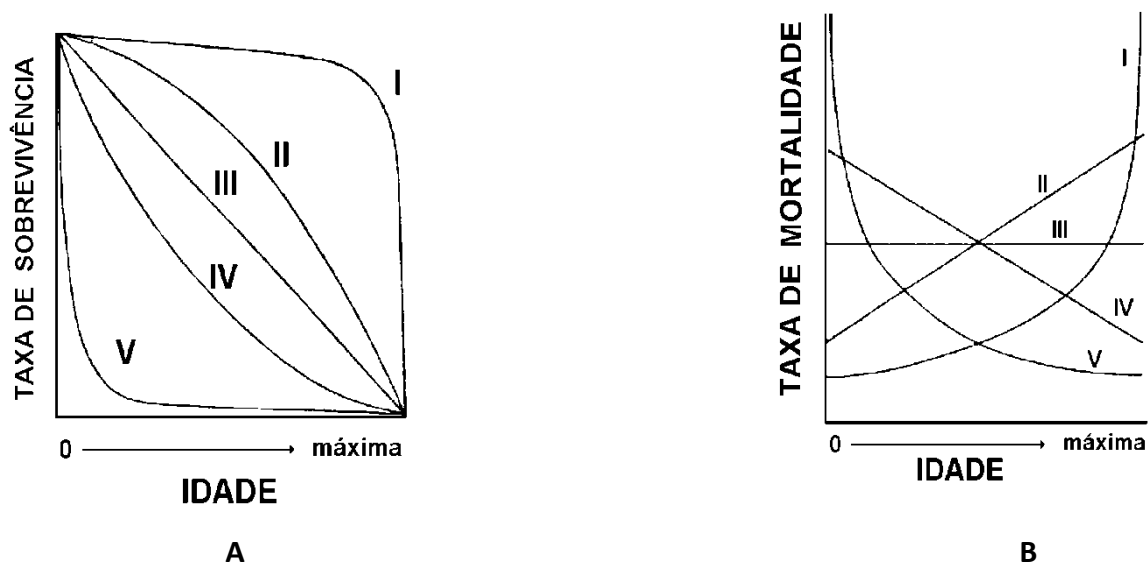


Figura 3.10.

Os cinco tipos básicos de curvas de sobrevivência (A) e de mortalidade (B).

### 3.9. TAXA DE SOBREVIVÊNCIA MÉDIA E EXPECTATIVA DE VIDA

Os parâmetros, taxa de permanência média e a expectativa de vida média em dias, de algumas espécies de borboletas, (Tabela 3.6) mostram uma grande variação, mesmo para uma população em épocas diferentes.

É possível estimar a expectativa de vida média a partir das taxas de sobrevivência, mesmo sem construir uma tabela de vida. Ela pode ser calculada pelas equações de FISHER & FORD (1947), (Equação 3.15) para a mortalidade durante a amostragem e de CORMACK (1964) e COOK, BROWER & CROZE (1967), (Equação 3.16) baseadas na mortalidade antes da amostragem.

$$\text{exFF} = 1 / (1 - \text{TXRES}) \quad [\text{Eq. 3.15}]$$

$$\text{excc} = -1 / \ln \text{TXRES} \quad [\text{Eq. 3.16}]$$

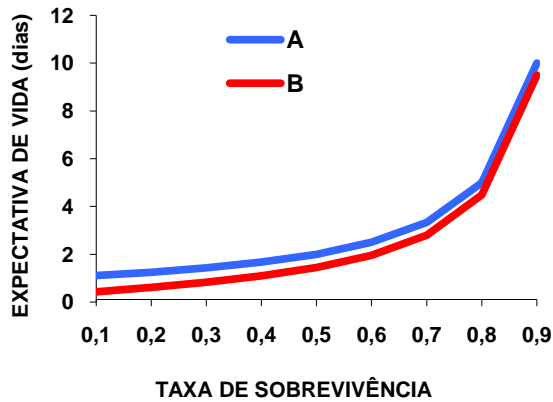
Essas duas estimativas dão resultados ligeiramente diferentes para valores da taxa de residência ou sobrevivência entre 0,1 e 0,9 (Figura 3.11.A), mas são praticamente iguais para valores acima de 0,90 (Figura 3.11.B). Geralmente usa-se a segunda versão, que é mais completa. Verifique que pequenas variações na taxa de residência na faixa acima de 0,99 faz com que os valores da expectativa de vida sejam muito diferentes.

Um outro ponto importante é o da unidade usada. Por exemplo, uma taxa de sobrevivência de 0,90 baseada em dados de amostragens diárias, implicará em uma expectativa de vida de 10 dias. Se as amostragens forem mensais e a unidade usada for o mês, então, a mesma taxa implicará em uma expectativa de vida de 10 meses, ou seja, mais de 300 dias. Por isso, deve-se tomar cuidado ao comparar taxas de sobrevivência ou de permanência ou de mortalidade, principalmente entre espécies de borboletas de gêneros ou famílias diferentes.



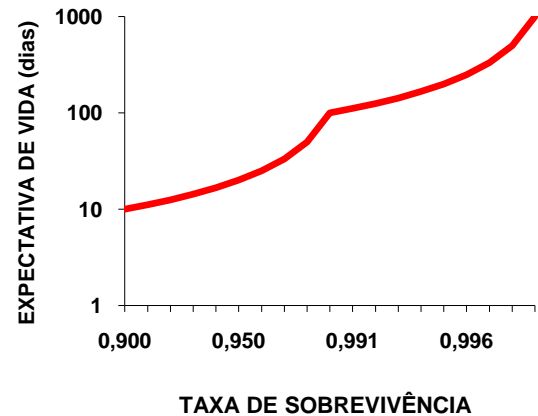
Os parâmetros estimados pela tabela de vida podem servir para estimar o valor da taxa de crescimento relativo ou  $r_m$ , que é dado pela equação 3.17 que só pode ser resolvida iterativamente.

$$\sum e^{-r \cdot m x} \cdot l x \cdot m x = 1 \quad [\text{Eq. 3.17}]$$



**Figura 3.11.A**

Expectativa de vida (dias), em função da taxa de sobrevivência com valores entre 0,10 e 0,90 para: (A) Equação de FISHER & FORD (1947); (B) Equação de COOK, BROWER & CROOZE (1968).



**Figura 3.11.B**

Expectativa de vida (dias), em função da taxa de sobrevivência com valores entre 0,90 e 0,99 para as equações de FISHER & FORD (1947) e de COOK, BROWER & CROOZE (1968).

Tabela 3.6.

Taxas de permanência média ("sobrevivência") e duração em dias, dos adultos de várias espécies de borboletas (Lepidoptera: Hesperioidea e Papilionoidea).

espécie	local e data	$\phi$	$\text{ev}_{\text{dias}}$	$\phi$	$\text{ev}_{\text{dias}}$	ref.
		macho	fêmea	macho	fêmea	
<i>Euphydryas chalcedona</i>	USA, 1968	0,886	8,30	-	-	
<i>Euphydryas chalcedona</i>	USA, 1969	0,925	12,80	-	-	1
<i>Euphydryas chalcedona</i>	USA, 1970	0,897	9,20	-	-	1
<i>Euphydryas chalcedona</i>	USA, 1973	0,924	12,60	-	-	1
<i>Euphydryas chalcedona</i>	USA, 1976	0,904	9,90	-	-	1
<i>Euphydryas chalcedona</i>	USA, 1977	0,922	12,30	-	-	1
<i>Heliconius charitonius</i>	Costa Rica, 1972-73, área A *	0,890	42,10	-	-	2
<i>Heliconius charitonius</i>	Costa Rica, 1972-73, área B *	0,870	24,80	-	-	2
<i>Heliconius charitonius</i>	Costa Rica, 1972-73, área C *	0,830	29,30	-	-	2
<i>Heliconius charitonius</i>	Costa Rica, 1972-73, área D *	0,850	30,50	-	-	2
<i>Heliconius charitonius</i>	Costa Rica, 1972-73, área DE *	0,830	27,50	-	-	2
<i>Heliconius charitonius</i>	Costa Rica, 1972-73, área E *	0,940	83,70	-	-	2
<i>Heliconius charitonius</i>	Costa Rica, 1972-73, área F *	0,880	34,40	-	-	2
<i>Hypolimnys misippus</i>	Gana,	0,650		-	-	3
<i>Heliconius erato</i>	Trinidad, 1964	0,997		0,985		4
<i>Heliconius ethilla</i>	área A	0,976		-	-	10
<i>Heliconius ethilla</i>	área B	0,975		-	-	10
<i>Polyommatus icarus</i>		0,830		-	-	5
<i>Polyommatus icarus</i>		0,740		-	-	6
<i>Pararge megera</i>		0,790		-	-	6
<i>Maniola jurtina</i>		0,890		-	-	7
<i>Coenonympha tullia</i>		0,700		-	-	8
<i>Lysandra bellargus</i>	JUN	0,790		-	-	9
<i>Lysandra bellargus</i>	SET	0,910		-	-	9
<i>Lysandra coridon</i>		0,840		-	-	9
<i>Parides neophilus</i>		0,83-0,84		-	-	
<i>Vanessa cardui</i>		0,590		-	-	Parr [in
<i>Luehrdorffia japonica</i>	Japão, 1980	0,753	3,50	0,764	3,7	10
<i>Luehrdorffia japonica</i>	Japão, 1980	0,782	4,10	0,809	4,7	10
<i>Parnassius apollo glacialis</i>	Japão, 1981	0,860	6,800	0,832	5,4	11
<i>Parnassius apollo glacialis</i>	Japão, 1981			0,804	4,6	11
<i>Parnassius apollo glacialis</i>	Japão, 1981			0,835	5,5	11
<i>Parnassius apollo glacialis</i>	Japão, 1982	0,842	5,80		5,5	11
<i>Parnassius apollo glacialis</i>	Japão, 1983	0,807	4,70		5,5	11
<i>Colias alexandra</i>	East River, Colorado, USA, 1970	0,838	5,76	0,764	3,7	13
<i>Colias alexandra</i>	East River, Colorado, USA, 1971	0,917	11,50	0,590	1,9	13
<i>Colias meadii</i>	Cumberland Pass 1, Colorado, USA, 1970	0,859	6,60	0,718	4,0	13
<i>Colias meadii</i>	Mesa Seca, Colorado, USA, 1972	0,835	5,60	0,763	3,7	13
<i>Colis philodice eryphile</i>	Colorado, USA, 1976	0,715	3,00	0,418	1,2	14
<i>Colis philodice eryphile</i>	Colorado, USA, 1977	0,740	3,30	0,679	2,6	14
<i>Colis philodice eryphile</i>	Slate Corner, Colorado, USA, 1977	0,866	7,00	0,704	2,9	14
<i>Colis philodice eryphile</i>	Slate Corner, Colorado, USA, 1978	0,654	2,30	0,459	1,3	14
<i>Boloria acrocnema</i>	Colorado, USA, 198	$\phi_s$ 0,567		$\phi_s$ 0,701		15
<i>Boloria acrocnema</i>	Colorado, USA, 198	$\phi_v$ 0,574		$\phi_v$ 0,702		15
<i>Boloria acrocnema</i>	Colorado, USA, 198	$\phi_r$ 0,458		$\phi_r$ 0,558		15
<i>Boloria acrocnema</i>	Colorado, USA, 198	$\phi_m$ 0,700		$\phi_r$ 0,750		16
<i>Hypaurotis crysalus</i>		$\phi_1$ 0,803	4,60	$\phi_1$ 0,888	8,4	17
<i>Hypaurotis crysalus</i>		$\phi_2$ 0,802	4,50	$\phi_2$ 0,896	9,1	17
<i>Neominois ridingsii</i>	Colorado, USA, 1969	$\phi_1$ 0,915	11,20	-	-	18
<i>Neominois ridingsii</i>	Colorado, USA, 1970	$\phi_1$ 0,807	4,70	$\phi_1$ 0,813	4,8	18
<i>Neominois ridingsii</i>	Colorado, USA, 1970	$\phi_2$ 0,817	5,00	-	-	18
<i>Amblyscirtes simius</i>	Colorado, USA, 1969	$\phi_1$ 0,865	6,90			18
<i>Amblyscirtes simius</i>	Colorado, USA, 1969	$\phi_2$ 0,848	6,10			18
<i>Amblyscirtes simius</i>	Colorado, USA, 1970	$\phi_1$ 0,822	5,10	$\phi_1$ 0,844	5,8	18
<i>Amblyscirtes simius</i>	Colorado, USA, 1970	$\phi_2$ 0,845	5,90			18
<i>Maniola jurtina</i>	West Kirby, Inglaterra, 1975	0,741	3,30	0,628	2,1	19
<i>Maniola jurtina</i>	High Town, Inglaterra, 1976	0,802	4,50	0,858	6,5	19

Tabela 3.7. Continuação...

espécie	local e data	$\phi$	ev <sub>dias</sub>	$\phi$	ev <sub>dias</sub>	ref.
		macho	fêmea	macho	fêmea	
<i>Maniola jurtina</i>	High Town, Inglaterra, 1977	0,890	8,60	0,836	5,6	19
<i>Maniola jurtina</i>	High Town, Inglaterra, 1978	0,931	13,90	0,899	9,44	19
<i>Maniola jurtina</i>	Hall Road, Inglaterra, 1978	0,941	16,40	-	-	19
<i>Poladryas minuta</i>	Cripple Creek, Colorado, USA, 1969	$\phi$ 1 0,794	4,30	-	-	20
<i>Poladryas minuta</i>	Cripple Creek, Colorado, USA, 1969	$\phi$ 2 0,817	5,00	-	-	20
<i>Lycaena arota</i>	Spring Creek, Colorado, USA, 1969	$\phi$ 1 0,763	3,70	$\phi$ 1 0,790	4,2	21
<i>Lycaena arota</i>	Spring Creek, Colorado, USA, 1969	$\phi$ 2 0,752	3,50	$\phi$ 2 0,725	3,1	21

[1] BROWN & EHRLICH, 1980; [2] COOK, THOMASON & YOUNG, 1976. O asterisco(\*) indica que as taxas não foram convertidas para o intervalo e não correspondem às expectativas de vida publicadas; [3] EDMUNDS, 1969; [4] TURNER, 1971; [5] DOWDESWELL, FISHER & FORD, 1940; [6] PARR, GASKEL & GEORGE, 1968; [7] DOWDESWELL, FISHER & FORD, 1949; [8] TURNER, 1963; [9] DAVIS, FRAZER & TYNAM, 1958; [10] MATSUMOTO, 1984; [11] MATSUMOTO, 1985; [12] EHRLICH & TURNER, 1973; [13] WATT *et al.*, 1977; [14] WATT *et al.*, 1979; [15] GALL, 1984; [16] SCOTT, 1982; [17] SCOTT, 1974; [18] SCOTT, 1973; BRAKEFIELD, 1982; [20] SCOTT, 1974; SCOTT, 1974.

### 3.10. UNIDADES DE TEMPO USADAS PARA A DETERMINAÇÃO DA IDADE

Se a sobrevivência e reprodução são processos contínuos sem qualquer mudança cíclica, então quaisquer unidades de tempo como dias, meses, anos, podem ser usadas. No entanto essas unidades de tempo devem fornecer a resolução necessária.

Se, por exemplo, a duração da vida de um organismo é de 2 meses, se tomarmos 1 mês como unidade teremos apenas 2 intervalos de idade o que é muito pouco. Em muitos casos o número de intervalos deverá variar entre 10 e 50.

Se a sobrevivência e reprodução são processos cíclicos (por exemplo, sazonais) então um ciclo deverá ser tomado como unidade de tempo. Aqui o número de intervalos poderá ser de 2 ou 3 o que não causará problemas se a reprodução for limitada a um curto período dentro do ano porque haverá pouca diferença entre os indivíduos nascidos no mesmo ano.

Se a sobrevivência e reprodução são processos cíclicos mas a duração de toda vida é igual ou menor do que este ciclo então as unidades de tempo deverão ser menores do que a duração do ciclo. Tabelas de vida dependentes da idade podem ser construídas para uma população somente se o período reprodutivo for curto e consequentemente o desenvolvimento dos indivíduos sincronizado. Caso contrário, tabelas de vida separadas deverão ser construídas para cada sub-população que iniciem o seu desenvolvimento em diferentes estações.

### 3.11. DETERMINAÇÃO DA SOBREVIVÊNCIA PARA INDIVÍDUOS ATÉ A IDADE X (LX)

Para animais em cativeiro ou para populações mantidas em laboratório é possível observar o destino de um grande conjunto de indivíduos que iniciaram simultaneamente sua vida. Os sobreviventes podem ser contados a intervalos regulares de tempo e os valores de  $lx$  estimados com facilidade. Técnicas similares podem ser aplicadas a indivíduos de espécies que se não se deslocam (plantas, animais sedentários ou sésseis). É possível marcar um grande número de indivíduos e traçar seu destino. Se for possível criar um número relativamente grande de borboletas de uma espécie a partir de ovos ou lagartas criadas em laboratório será possível acompanhar o destino dos adultos liberados no campo para se ter uma idéia da sua sobrevivência em condições naturais.

Este tipo de análise é geralmente impossibilitado em organismos que se movem. Para isso existem dois métodos principais para deduzir os valores de  $l_x$  neste caso: pela determinação da distribuição de idades na população ou pela determinação da idade de sua morte.

Se a população estiver estacionária, ou seja o seu tamanho e distribuição de idades não mudam com o tempo, então o número de novos indivíduos nascidos por unidade de tempo passadas é o mesmo que agora e os sobreviventes deste grupo estão todos na idade  $x$  (Eq. 3.18).

$$N_{t+1} = N_t \cdot R \text{ [Eq. 3.18]}$$

Onde  $N(x)$  é o número de indivíduos de idade  $x$ . Aqui nós assumimos que a idade pode ser medida de maneira acurada.

Em muitas espécies o número de "anéis de crescimento" em órgãos específicos é igual a idade em anos. Exemplos desses órgãos são: troncos de árvores, escamas de peixes, chifres em carneiros, raízes dos dentes caninos em ursos, otólitos em peixes. O peso da lente ocular pode ser usado para medir a idade em algumas espécies de animais. No entanto, em muitas populações, a medição da idade é ainda um problema muito difícil. Em borboletas só a experiência de campo com uma espécie é que permitirá estimar idades com certa acurácia e isso às vezes pode requerer alguns meses de trabalho árduo no campo.

Se não existem dados anteriores, a premissa de que a população é estacionária geralmente é tomada *a priori*. Em casos quando a distribuição de idades tem um componente periódico, nós podemos especular que isso resultou de flutuações dos números populacionais. O componente periódico pode ser filtrado e eliminado usando métodos de regressão.

### 3.12. DETERMINAÇÃO DAS TAXAS DE REPRODUÇÃO ( $MX$ )

A taxa de reprodução (= frequência maternal) é igual ao número de fêmeas nascidas de uma mãe no intervalo de idade entre  $x$  to  $x+1$ . A sobrevivência da mãe e das filhas durante esse intervalo deverá ser incluída em  $m$ , ou seja,  $mx$  é igual ao número de filhas produzidas em um intervalo de tempo e que sobreviveram até o final desse período, dividido pelo número inicial de mães no início do intervalo.

As taxas de reprodução são fáceis de determinar em animais ou plantas criados em laboratório. Em populações naturais de mamíferos as frequências maternais podem ser derivadas das proporções de animais grávidos ou lactentes. Em aves, as frequências maternais podem ser determinadas pelo número de filhotes por ninho. Em borboletas as taxas de reprodução precisam ser estimadas a partir de dados obtidos de criação em laboratório para se conhecer o número de fêmeas por fêmea complementados pela quantificação do número de ovos observados nos ovários de fêmeas coletadas na natureza.

Pelas razões acima, as medidas indiretas das frequências maternais deverão ser usadas com cautela pois poderão estar enviesadas.

### 3.13. PROBLEMAS NA OBTENÇÃO DE DADOS

Segundo LOMINICKI (1988), o primeiro problema é o do reconhecimento da idade dos indivíduos e da fecundidade das fêmeas que são fáceis de reconhecer em laboratórios embora mais difíceis ou impossíveis no campo. O segundo problema é o de que a sobrevivência dependente da idade assim como a reprodução, são também dependentes da densidade e da frequência. Neste caso, a mortalidade dependente de idade é do tipo “leve”, ou seja, será maior a maiores densidades populacionais em relação aos recursos disponíveis e um pouco da mortalidade será desproporcional entre os diferentes grupos etários. As classes etárias mais fracas serão as primeiras afetadas, e por isso, as tabelas de vida que listam a sobrevivência dependente de idade para uma dada densidade ou condições ambientais não nos permitem fazer predições a outras densidades ou condições.

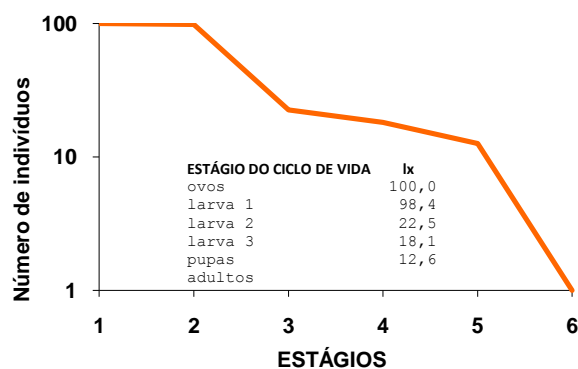
Por isto, uma tabela de vida caracteriza mais um aspecto específico à nível ecológico de uma população, do que um padrão típico para uma espécie como querem alguns.

### 3.14. EQUAÇÕES DE VIDA

Como já foi dito anteriormente, para insetos, é mais realista trabalhar com os dados populacionais agrupados não por idade cronológica, mas sim por estágio do ciclo de vida. Neste caso, devem ser obtidos dados dos números totais de ovos, de cada estágio larval, de pupas e de adultos que são colocados numa equação de vida ou como são chamadas na literatura americana de *budgets*. Um exemplo deste processo foi dado por HARCOURT & LEROUX (1967) para a mariposa *Plutella maculipennis* (Lepidoptera: Plutellidae) no sul de Ontário, Canadá, 1961 (Figura 3.7).

Figura 3.7.

Equação de vida da mariposa *Plutella maculipennis* (Lepidoptera: Plutellidae) no sul de Ontário, Canadá, 1961. Dados de HARCOURT & LEROUX (1967).



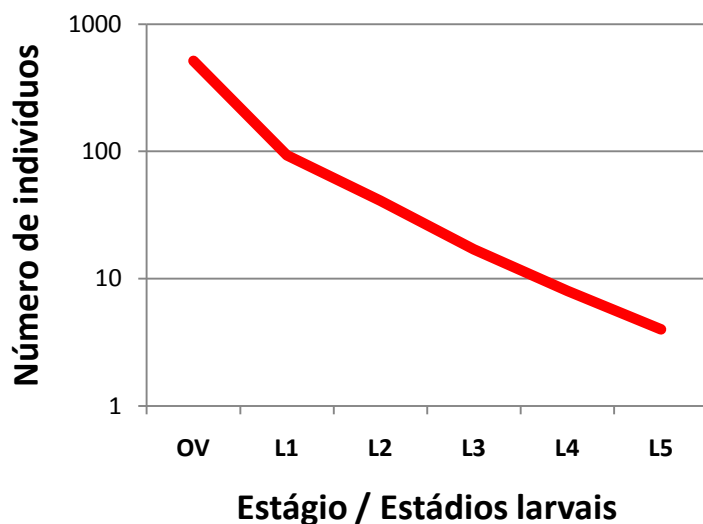
Um exemplo com uma espécie de borboleta é o de CALDAS (1992) que estudou no Panamá a mortalidade de imaturos de *Anaea ryphea* (Nymphalidae). Durante um ano, ela estudou o destino de 515 ovos observados e acompanhados em 129 plantas construindo com os resultados uma tabela de vida (Tabelas 3.8-3.9; Figura 3.8).

**Tabela 3.8.** Sobrevivência de ovos de *Anaea ryphea* no Panamá. Dados de Caldas (1992).

Total	Mortos	Fator de mortalidade	Log N	K
515	437	Desaparecimento	2,711	0,819
78	22	Parasitismo	1,892	0,144
56	5	Inférteis	1,748	0,041
51			1,707	1,004

**Tabela 3.9.** Tabela de vida vertical com os dados da Tabela 3.8 de ovos de *Anaea ryphea* no Panamá. Dados de Caldas (1992).

Estágio / estágio larval	Total (N)	Principal fator de mortalidade	Log N	K
OVO	515	Múltiplo	2,711	0,743
LARVA PRIMEIRO ESTÁDIO	93	Chuva	1,968	0,355
LARVA SEGUNDO ESTÁDIO	41	Predação - Chuva	1,613	0,383
LARVA TERCEIRO ESTÁDIO	17	Predação	1,230	0,327
LARVA QUARTO ESTÁDIO	8	Predação	0,903	0,301
LARVA QUINTO ESTÁDIO	4		0,602	2,109

**Figura 3.8.**

Curva de sobrevivência de imaturos da borboleta observados a partir de ovos de *Anaea ryphea* no Panamá. Dados de Caldas (1992).

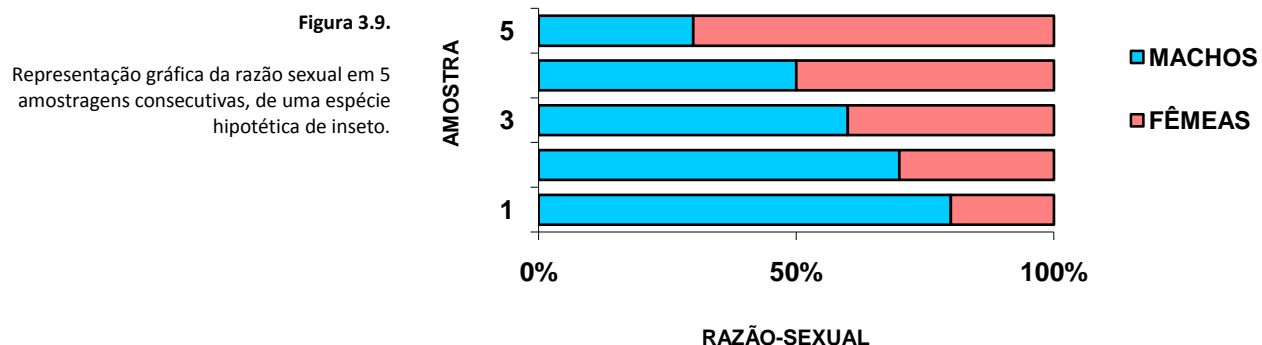
### 3.15. RAZÃO SEXUAL

A estimativa da razão sexual é feita diretamente com os dados dos indivíduos coletados e indicada como uma fração decimal do total (Tabela 3.10). A razão-sexual observada deve ser testada pelo teste de  $X^2$  ou de G, mais sensível, para um nível de significância escolhido, comparando-se com a razão-sexual esperada (0,5 : 0,5).

**Tabela 3.10.**  
Razão sexual em quatro amostragens consecutivas, de uma espécie hipotética de inseto.

#	total de machos	total de fêmeas	razão M : F	total coletado	razão M / total	frequência de fêmeas	razão sexual	X <sup>2</sup>	G
1	30	20	30:20	50	30 / 50 = 0,60	1,00 - 0,60 = 0,40	0,60 : 0,40	1,6200	10,9393
2	20	18	20:18	38	20 / 38 = 0,53	1,00 - 0,53 = 0,47	0,53 : 0,47	0,0263	0,20517
3	200	180	200:180	380	200 / 380 = 0,53	1,00 - 0,53 = 0,47	0,53 : 0,47	0,9500	20,5173
4	2000	1800	2000:1800	3800	2000 / 3800 = 0,53	1,00 - 0,53 = 0,47	0,53 : 0,47	10,4213	205,1732

É importante observar que as razões-sexuais nas amostras 2, 3 e 4 são iguais, mas têm significado estatístico diferente, pois na amostra 4 a razão sexual não é de 1:1. Os dados de razão-sexual podem ser apresentados em gráficos com o da figura 3.9.

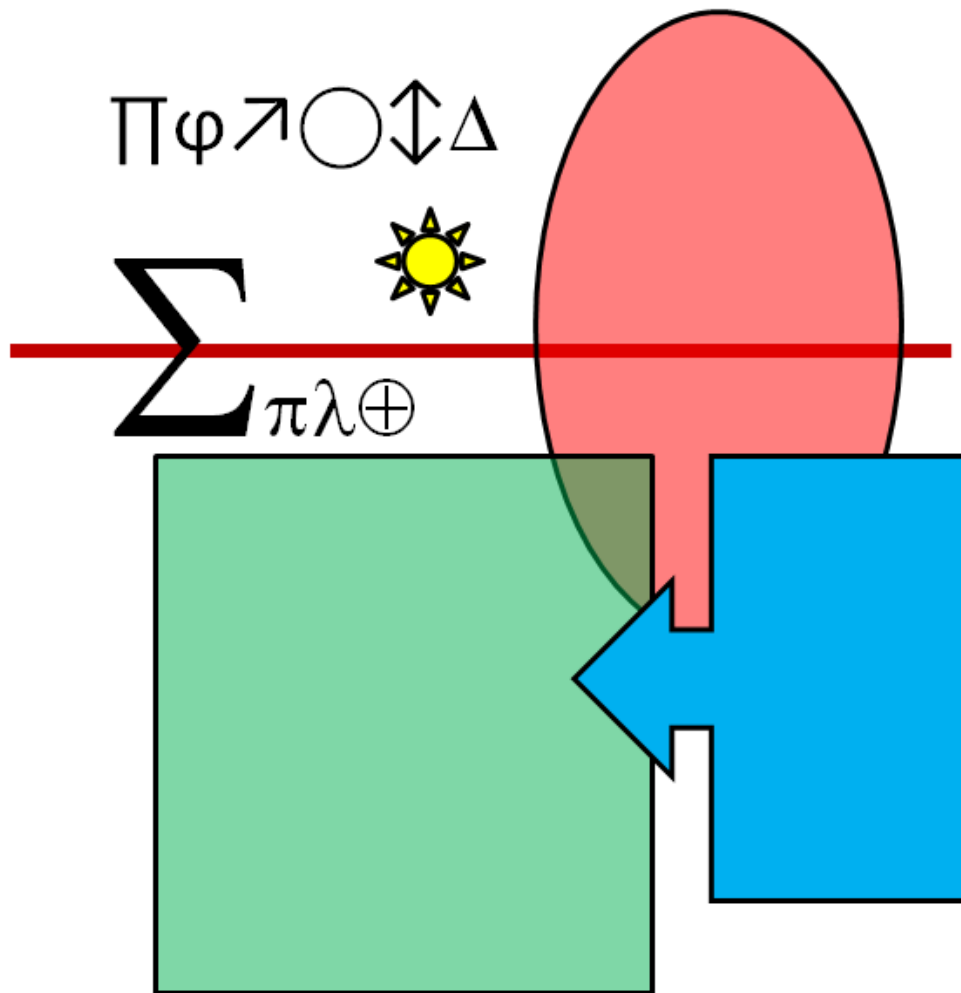


# Parte 4

## Modelagem em ecologia

### e

## Populações-modelo





#### 4.1. MODELAGEM EM ECOLOGIA

Um dos principais métodos em ecologia de populações é a modelagem matemática, sendo essa uma das áreas mais formalizadas em biologia. Um modelo é uma ferramenta e nunca deve ser considerado com última palavra. Modelos e a realidade estão ligados por dois procedimentos básicos: abstração e interpretação. Abstração significa generalização, pegando apenas os componentes mais importantes do sistema real e ignorando os menos importantes. A importância é avaliada pelo efeito relativo dos componentes do sistema na sua dinâmica. Por exemplo, se descobrimos que a taxa de parasitoidismo em uma espécie de inseto que é praga agrícola é sempre abaixo de 5%, então os parasitóides devem ser excluídos do modelo. Interpretação significa que os componentes do modelo (parâmetros, variáveis) e o seu comportamento podem ser relacionados aos componentes, características e comportamento do sistema real. Se os parâmetros do modelo não tem interpretação, então eles não podem ser medidos no sistema real.

*Grande parte dos ecólogos de campo não são muito bons em abstração. Se eles constroem um modelo, eles frequentemente tentam incorporar cada detalhe. A maior parte dos matemáticos não são bons na construção de seus modelos. Usualmente eles pensam em modelos limpos e numa realidade suja! No entanto, tanto a abstração quanto a interpretação são necessárias para uma modelagem com sucesso. Por isso, uma colaboração íntima entre ecólogos e matemáticos é muito importante. Lembre-se que os modelos estão sempre errados, mas muitos deles são úteis.*

E como um modelo errado pode dar uma resposta certa? Podemos fazer uma analogia com os velhos mapas, que assumiam que a Terra era plana e usavam relações de distâncias erradas, mas que permitiam que navegantes chegassem ao seu destino.

#### 4.2. ESTRATÉGIAS DE MODELAGEM

- Selecione o nível ótimo de complexidade
- Nunca planeje o desenvolvimento de um modelo por mais de um ano
- Evite a tentação de incorporar todas as informações disponíveis no modelo
- Siga objetivos específicos, não tente fazer um modelo universal
- Sempre que possível, incorpore modelos já existentes

#### 4.3. PROPRIEDADES DOS SISTEMAS E DOS MODELOS

Muitas propriedades dos sistemas não estão representadas no modelo. Por exemplo: a estrutura etária não está representada em ambos os modelos de crescimento populacional o exponencial e o logístico.

Algumas propriedades dos modelos não podem ser encontradas nos sistemas reais. Por exemplo: as soluções das equações diferenciais estão sempre limpas, enquanto as trajetórias dos sistemas reais estão sempre com ruído.

Exemplo de uma pergunta errada: *Uma população tem uma densidade de equilíbrio?* O modelo (por exemplo, uma equação diferencial) é chamado assintoticamente estável se a distância entre quaisquer duas trajetórias aproxima-se de zero com o aumento do tempo. No entanto, esta definição não pode ser aplicada a população porque:

1. A densidade populacional não pode ser medida com suficiente acurácia;
2. Flutuações climáticas sempre adicionam ruído à dinâmica dos sistema;
3. As séries temporais nunca são o suficiente longas para falarmos em limites.

#### 4.4. USANDO A MODELAGEM COM PARCIMÔNIA

Segundo LEBRETON *et al.* (1992), a modelagem em ciência continua, pelo menos parcialmente, sendo uma arte. No entanto, existem quatro princípios que devem orientar o modelador:

1. *Todos os modelos estão ou são errados, embora alguns sejam melhores do que outros e podemos procurar pelo “menos pior”;*
2. *Não “caia de amores” pelo modelo. Escolhas várias opções e compare. Não seja radical !*
3. *Cheque cada ponto e dê preferência a testes de aderência que confirmem o ajuste dos dados ao modelo.*

Os modelos relacionados aos dados amostrais e parâmetros populacionais devem conter parâmetros suficientes para explicar toda a variabilidade encontrada nos dados. Conforme o número de parâmetros aumenta, o viés das estimativas diminuem, no entanto, a variância (e o os erros padrões) amostral aumentam. Por isso, ao escolher um modelo deve se pesar as duas coisas. Pelo princípio da parcimônia, um modelo com parâmetros demais deve ser indesejável. Por isso, só use os modelos com os parâmetros que sejam justificados pelos dados coletados.

A seleção do modelo a ser usado deve ser feita em cima do conhecimento biológico da população sob estudo de CMLR. O grande objetivo na seleção do modelo é o de identificar variações significativas nos dados, como por exemplo, que um indivíduo da espécie  $x$  com  $y$  dias de idade tem um probabilidade  $z$  de chegar a idade  $y + k$ . Chegando neste ponto, é possível decidir qual modelo é o melhor para a análise dos dados. Frequentemente, vários modelos darão resultados próximos, e essa inferência conterá uma certa dose de incerteza, por isso, uma análise honesta dos dados deverá revelar um único.

Escolhido o modelo que melhor se adéqua aos dados, o pesquisador deve lembrar que ele é apenas um modelo. Ele não é a realidade, mas mostra a melhor representação dos dados. Muitos modelos contém, por exemplo, parâmetros que têm importância estatística mas nenhuma importância biológica.

No decorrer da exposição dos métodos de CMLR mais comuns, serão discutidas as ferramentas usadas na seleção de um modelo.

#### 4.5. POPULAÇÕES-MODELO

Para testar os métodos de CMLR e aferir a precisão das estimativas, foram construídas populações-modelo que podiam ser: estáveis, em crescimento ou em declínio, de vários tamanhos e submetidas à vários esforços amostrais. Nessas populações, cada indivíduo recebeu um número. As “capturas” e “recapturas” foram feitas sorteando-se fichas numeradas, consultando-se uma tabela de números aleatórios, ou gerando número randômicos em um computador. No intervalo amostrado nos modelos de populações estáveis apenas houve a necessidade de sortear os indivíduos coletados em

cada amostra. Nas populações variáveis, fixaram-se quais e quantos indivíduos seriam acrescentados à população por dia e quais e quantos deverão ser eliminados. Em todos os casos aqui exemplificados, a eliminação (simulando mortalidade ou emigração) foi sempre feita após a amostragem do dia. Como essas populações tinham toda a sua estrutura conhecida, as simulações de CMLR para a estimativa dos diversos parâmetros, foram usadas para aferir a precisão dos métodos.

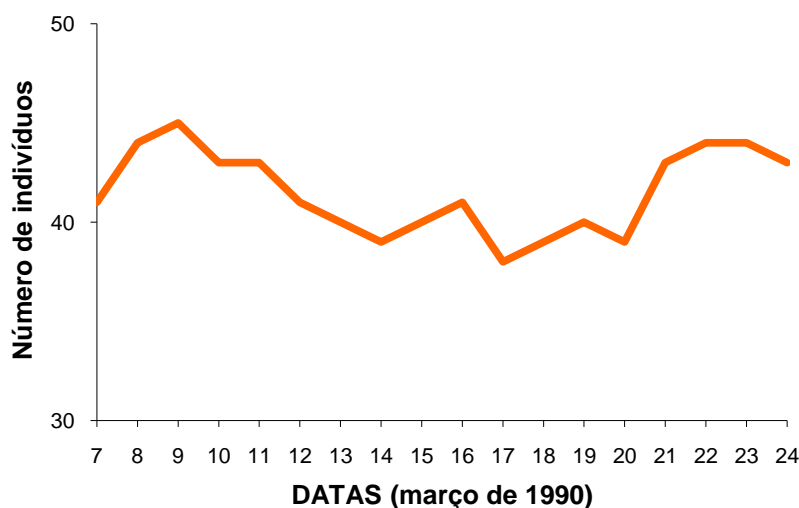
Neste livro foram usadas três populações-modelo: uma bastante estável ao longo do tempo, chamada de MATEST. Outra, chamada de MATCON, representando apenas uma parcela de uma geração de uma população estável em um período de baixa mortalidade. A última, a população MATVAR, teve rápido crescimento com altas taxas de recrutamento e mortalidade. Estas populações foram submetidas a simulações de coleta sobre elas e que serviram para exemplificar os vários assuntos abordados. As matrizes de simulação foram denominadas de SIMEST (população MATEST), SIMCON e SIMDIA (população MATCON) e SIMVAR (população MATVAR) sendo construídas com o uso de uma tabela de número aleatórios (FISHER & YATES, 1971) com esforços amostrais diferentes em cada uma.

#### 4.6. A POPULAÇÃO-MODELO MATEST: UMA POPULAÇÃO ESTÁVEL

A população-modelo MATEST foi baseada em uma população hipotética formada por 104 indivíduos machos de uma espécie de borboleta (Tabela 4.1). As fêmeas estavam presentes em igual número nesta população mas não foram consideradas.

Esta população teve a característica de ter sido relativamente estável, com os seus totais diários variando entre 38 e 45 indivíduos (Tabela 4.2, Figura 4.1), com uma variação de aproximadamente 8% em torno do valor médio de 41,5 indivíduos. A densidade populacional variou entre 30,4 e 36,0 indivíduos por 1.000 m<sup>2</sup> e a densidade linear entre 15,2 e 18,0 indivíduos por 100 m (Tabela 4.3). A taxa de recrutamento diário variou entre 2 e 10 indivíduos, com uma média de 3,8 indivíduos. A taxa de mortalidade diária variou entre 1 e 6 indivíduos, com uma média de 3,7 indivíduos. Durante os 18 dias, foram recrutados 69 indivíduos e ocorreram 66 mortes. Neste período, a população total integrada foi de 747 indivíduos.

**Figura 4.1.**  
Representação gráfica do tamanho populacional em 18 dias sucessivos da população-modelo (dados da tabela 4.1).



A estrutura etária da população (Tabela 4.4) foi relativamente estável no período estudado sendo o valor modal de 12 dias e a idade máxima (Figura 4.2) de 18 dias. O tempo de permanência na população (tempo que cada indivíduo permaneceu no intervalo de 18 dias) variou entre 1 e 14 dias, com uma média aritmética de 7,2 dias e uma média geométrica de 6,1 dias. A idade média de cada indivíduo na população, e que representa sua expectativa de vida, foi de 11,5 dias o que corresponde à uma taxa de sobrevivência de 0,9130. Verifique que enquanto o tempo de permanência foi baseado apenas na presença dos indivíduos na população no período amostrado, a expectativa de vida foi calculada levando-se em conta as idades de morte de cada um dos 104 indivíduos presentes. Se só os 31 indivíduos que foram recrutados e morreram na população forem levados em conta, a expectativa de vida cai para 10,9 dias.

**Tabela 4.1.**  
Matriz de idades dos 104 indivíduos componentes da população-modelo MATEST entre os dias 7 e 24 de março de 1990.

# indivíduo	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	← datas idade da morte	tempo de permanência	#
1	11	12	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	12	2	1
2	11	12	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	12	2	2
3	11	12	13	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	13	3	3
4	11	12	13	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	13	3	4
5	11	12	13	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	13	3	5
6	11	12	13	14	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	14	4	6
7	11	12	13	14	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	14	4	7
8	11	12	13	14	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	14	4	8
9	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	-	-	-	-	-	-	-	-	18	10	9
10	8	9	10	11	12	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	12	5	10
11	8	9	10	11	12	13	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	13	6	11
12	8	9	10	11	12	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	12	5	12
13	8	9	10	11	12	13	14	15	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	15	8	13
14	7	8	9	10	11	12	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	12	6	14
15	7	8	9	10	11	12	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	12	6	15
16	7	8	9	10	11	12	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	12	6	16
17	7	8	9	10	11	12	13	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	13	7	17
18	7	8	9	10	11	12	13	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	13	7	18
19	7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	8	1	19
20	6	7	8	9	10	11	12	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	12	7	20
21	6	7	8	9	10	11	12	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	12	7	21
22	6	7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	7	2	22
23	5	6	7	8	9	10	11	12	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	12	8	23
24	5	6	7	8	9	10	11	12	13	-	-	-	-	-	-	-	-	-	13	9	24
25	5	6	7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	7	3	25
26	4	5	6	7	8	9	10	11	12	-	-	-	-	-	-	-	-	-	12	9	26
27	4	5	6	7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	7	4	27
28	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	-	-	-	-	-	-	-	-	12	10	28
29	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	-	-	-	-	-	-	-	-	12	10	29
30	3	4	5	6	7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	7	5	30
31	3	4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4	2	31
32	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	-	-	-	-	-	-	-	-	11	10	32
33	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	-	-	-	-	-	-	-	12	11	33
34	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	-	-	-	-	-	-	-	-	11	10	34
35	2	3	4	5	6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	6	5	35
36	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	-	-	-	-	-	-	12	12	36
37	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	-	-	-	-	-	13	13	37
38	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	-	-	-	-	-	-	12	12	38
39	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	-	-	-	-	-	-	-	-	10	10	39
40	1	2	3	4	5	6	7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	7	7	40
41	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	-	-	-	-	14	14	41
42	-	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	-	-	-	-	-	12	12	42
43	-	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	-	-	-	-	13	13	43
44	-	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	-	-	-	-	-	12	12	44
45	-	1	2	3	4	5	6	7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	7	7	45
46	-	-	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	-	-	-	-	12	12	46
47	-	-	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	-	-	-	13	13	47
48	-	-	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	-	-	-	-	12	12	48
49	-	-	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	-	-	-	-	12	12	49
50	-	-	1	2	3	4	5	6	7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	7	7	50
51	-	-	-	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	-	-	-	12	12	51
52	-	-	-	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	-	-	-	12	12	52
53	-	-	-	-	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	-	-	12	12	53
54	-	-	-	-	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	14	14	54
55	-	-	-	-	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	-	13	13	55
56	-	-	-	-	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	-	-	-	-	10	10	56
57	-	-	-	-	-	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	-	12	11	57
58	-	-	-	-	-	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	-	-	11	11	58
59	-	-	-	-	-	-	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	12	12	59
60	-	-	-	-	-	-	1	2	3	4	5	6	-	-	-	-	-	-	6	6	60
61	-	-	-	-	-	-	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	12	12	61
62	-	-	-	-	-	-	-	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	12	62
63	-	-	-	-	-	-	-	1	2	3	4	5	6	-	-	-	-	-	6	6	63
64	-	-	-	-	-	-	-	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	11	11	64
65	-	-	-	-	-	-	-	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	11	65
66	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	12	10	66
67	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2	3	4	5	6	7	8	9	-	9	9	67
68	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	12	10	68
69	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	12	10	69
70	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2	3	4	5	6	7	8	9	12	9	70
71	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2	3	4	5	6	7	8	9	12	9	71

**Tabela 4.1.** continuação...

# indivíduo	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	← datas idade da morte	tempo de permanência	#
72	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2	3	4	5	6	7	8	9	12	9	72
73	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2	3	4	5	6	7	8	9	12	9	73
74	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2	3	4	5	6	7	8	11	8	74
75	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2	3	4	5	6	7	8	13	8	75
76	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2	3	4	5	6	7	-	7	7	76
77	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2	3	4	5	6	7	10	7	77
78	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2	3	4	5	6	7	8	7	78
79	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2	3	4	5	6	12	6	79
80	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2	3	4	5	6	12	6	80
81	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2	3	4	5	6	12	6	81
82	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2	3	4	5	6	12	6	82
83	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2	3	4	5	15	5	83
84	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2	3	4	5	11	5	84
85	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2	3	4	5	13	5	85
86	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2	3	4	13	4	86
87	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2	3	4	14	4	87
88	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2	3	4	10	4	88
89	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2	3	4	11	4	89
90	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2	3	4	12	4	90
91	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2	3	4	16	4	91
92	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2	3	4	12	4	92
93	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2	3	4	13	4	93
94	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2	3	4	11	4	94
95	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2	3	4	12	4	95
96	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2	3	12	3	96
97	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2	3	12	3	97
98	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2	3	12	3	98
99	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2	3	12	3	99
100	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2	12	2	100
101	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2	12	2	101
102	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	13	1	102
103	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	12	1	103
104	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	11	1	104

**Tabela 4.2.**

Tabela com as frequências, na população-modelo MATEST, dos recrutamentos, mortes e número total, em cada data e no conjunto.

#	data	RECRUTAMENTO	MORTES	POPULAÇÃO TOTAL
1	7-III	6	1	41
2	8-III	4	4	44
3	9-III	5	4	45
4	10-III	2	4	43
5	11-III	4	4	43
6	12-III	2	4	41
7	13-III	3	5	40
8	14-III	4	3	39
9	15-III	4	3	40
10	16-III	4	6	41
11	17-III	3	1	38
12	18-III	2	3	39
13	19-III	4	4	40
14	20-III	3	6	39
15	21-III	10	3	43
16	22-III	4	2	44
17	23-III	2	4	44
18	24-III	3	5	43
Σ	Σ	69	66	747
$\bar{x}$	$\bar{x}$	3,83	3,67	41,5

Tabela 4.3.

Tamanho e densidade populacional em 18 dias sucessivos na população-modelo MATEST. (A) na área total de 1.250 m<sup>2</sup>; com os resultados expressos em 1.000 m<sup>2</sup>. (B) no transeito linear total de 250 m, com os resultados expressos em densidade linear /100 m.

data	número total de indivíduos na população	densidade (indivíduos por área de 1.000 m <sup>2</sup> )	densidade linear (indivíduos por transeito linear de 100 m)
7-III	41	$(41)(1.000)/(1.250) = 32,8$	$(41)(100) / (250) = 16,4$
8-III	44	35,2	17,6
9-III	45	36,0	18,0
10-III	43	34,4	17,2
11-III	43	34,4	17,2
12-III	41	32,8	16,4
13-III	40	32,0	16,0
14-III	39	31,2	15,6
15-III	40	32,0	16,0
16-III	41	32,8	16,4
17-III	38	30,4	15,2
18-III	39	31,2	15,6
19-III	40	32,0	16,0
20-III	39	31,2	15,6
21-III	43	34,4	17,2
22-III	44	35,2	17,6
23-III	44	35,2	17,6
24-III	43	34,4	17,2

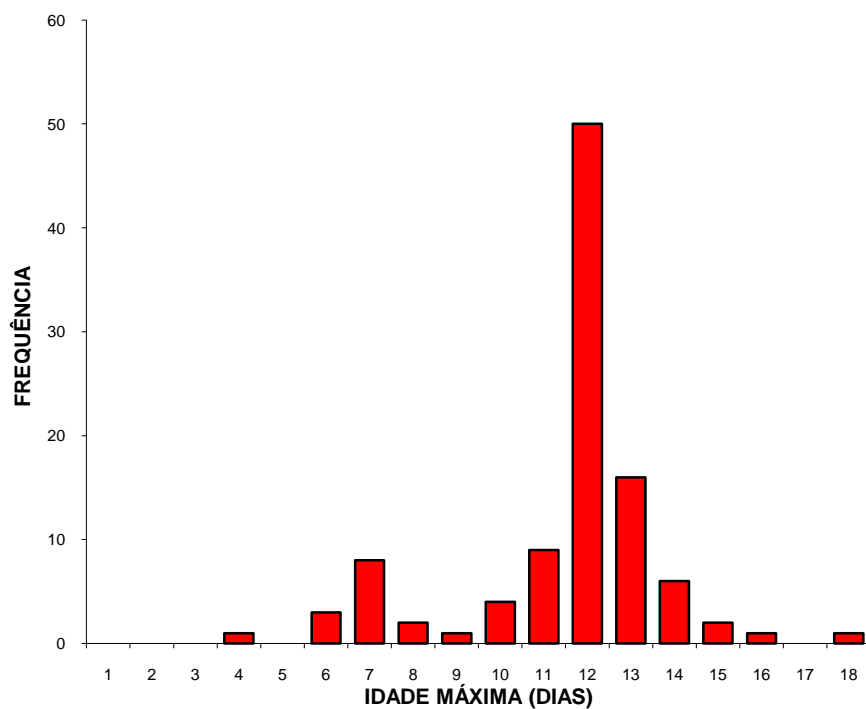


Figura 4.2.

Frequência das idades máximas de cada um dos 104 indivíduos na população-modelo MATEST.

**Tabela 4.4.**  
Matriz da estrutura etária da população-modelo MATEST por amostra e baseada nos 104 indivíduos presentes no intervalo estudado.

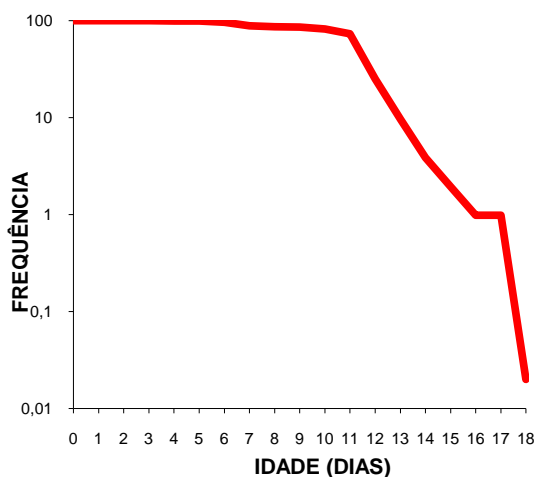
#	data	IDADES																	
↓	↓	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
1	7-III	6	4	4	2	3	3	6	4	1	0	8	0	0	0	0	0	0	0
2	8-III	4	6	4	4	2	3	3	5	4	1	0	8	0	0	0	0	0	0
3	9-III	5	4	6	4	3	2	3	2	5	4	1	0	6	0	0	0	0	0
4	10-III	2	5	4	6	4	3	2	2	2	5	4	1	0	3	0	0	0	0
5	11-III	4	2	5	4	6	4	3	1	2	2	5	4	1	0	0	0	0	0
6	12-III	2	4	2	5	4	6	3	2	1	2	2	5	2	1	0	0	0	0
7	13-III	3	2	4	2	5	4	6	3	2	1	2	2	2	1	1	0	0	0
8	14-III	4	3	2	4	2	5	4	5	3	2	1	2	0	0	1	1	0	0
9	15-III	4	4	3	2	4	2	5	3	5	3	2	1	1	0	0	0	1	0
10	16-III	4	4	4	3	2	4	2	4	3	5	3	2	0	0	0	0	0	1
11	17-III	3	4	4	4	3	2	4	2	4	3	4	1	0	0	0	0	0	0
12	18-III	2	3	4	4	4	3	2	4	2	4	3	4	0	0	0	0	0	0
13	19-III	4	2	3	4	4	4	2	2	4	2	4	3	2	0	0	0	0	0
14	20-III	3	4	2	3	4	4	3	2	2	4	2	4	1	1	0	0	0	0
15	21-III	10	3	4	2	3	4	4	3	2	2	3	2	1	0	0	0	0	0
16	22-III	4	10	3	4	2	3	4	4	3	2	2	3	0	0	0	0	0	0
17	23-III	2	4	10	3	4	2	3	4	4	3	2	1	2	0	0	0	0	0
18	24-III	3	2	4	10	3	4	2	2	4	3	2	3	0	1	0	0	0	0

A idade da morte dos 104 indivíduos (Tabela 4.5), permitiu construir a curva de sobrevivência (Figura 4.3), que é do tipo I e uma tabela de vida (Tabela 4.6). A tabela de vida permitiu conhecer a expectativa de vida, em dias, dos indivíduos de cada idade (Figura 4.4).

**Tabela 4.5.**  
Frequências das idades de morte de cada um dos 104 indivíduos formadores da população-modelo MATEST.

IDADE	data	TOTAL (IDADE X FREQUÊNCIA)
1	7-III	0
2	8-III	0
3	9-III	0
4	10-III	4
5	11-III	0
6	12-III	18
7	13-III	56
8	14-III	16
9	15-III	9
10	16-III	40
11	17-III	99
12	18-III	600
13	19-III	208
14	20-III	84
15	21-III	30
16	22-III	16
17	23-III	0
18	24-III	18
	<b>Σ</b>	<b>1198</b>

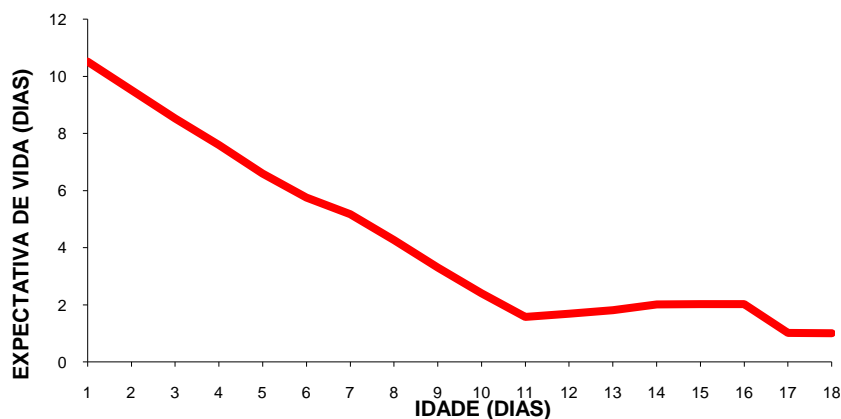




**Figura 4.3.**  
Curva de sobrevivência da população-modelo MATEST.

**Tabela 4.6.**  
Tabela de vida da população-modelo MATEST.

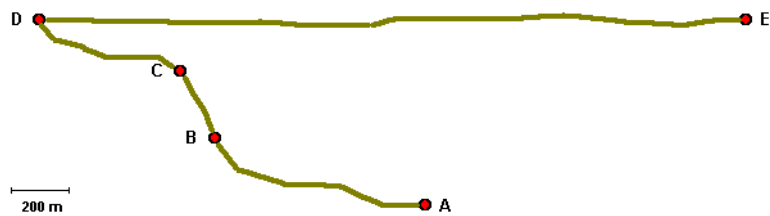
idade	data	lx	dx	qx	sx	Tx	ex
1	7-III	100,00000	0,00000	0,00000	1,00000	1002,10004	10,02100
2	8-III	100,00000	0,00000	0,00000	1,00000	902,10004	9,02100
3	9-III	100,00000	0,96000	0,00960	0,99040	802,10004	8,02100
4	10-III	99,04000	0,00000	0,00000	1,00000	702,58002	7,09390
5	11-III	99,04000	2,88000	0,02908	0,97092	603,54004	6,09390
6	12-III	96,16000	7,69000	0,07997	0,92003	505,94000	5,26144
7	13-III	88,47000	1,92000	0,02170	0,97830	413,62500	4,67531
8	14-III	86,55000	0,96001	0,01109	0,98891	326,11499	3,76794
9	15-III	85,59000	3,85000	0,04498	0,95502	240,04498	2,80459
10	16-III	81,74000	8,65000	0,10582	0,89418	156,37999	1,91314
11	17-III	73,09000	48,07999	0,65782	0,34218	78,96500	1,08038
12	18-III	25,01000	15,38000	0,61495	0,38505	29,92500	1,19612
13	19-III	9,63000	5,77000	0,59917	0,40083	12,59500	1,30789
14	20-III	3,86000	1,92000	0,49741	0,50259	5,85000	1,51554
15	21-III	1,94000	0,96000	0,49485	0,50515	2,95000	1,52062
16	22-III	0,98000	0,00000	0,00000	1,00000	1,49000	1,52041
17	23-III	0,98000	0,96000	0,97959	0,02041	0,51000	0,52041
18	24-III	0,02000	0,02000	1,00000	0,00000	0,01000	0,50000



**Figura 4.4.**  
Expectativa de vida (dias) da população-modelo MATEST em função da idade dos indivíduos.

Durante o período amostral, cada indivíduo percorreu toda a área entre os pontos A e E (Figura 4.5). Como os indivíduos desta espécie não têm capacidade de se deslocar dentro da floresta, a área de

vida da população ficou circunscrita a área total da estrada de terra entre os pontos A e E. Como esta distância é de 250 m e a largura média da estrada de 5 m, a área total é de 1250 m<sup>2</sup>. Aqui o processo de formação de triângulos e polígonos não pode ser usado.



**Figura 4.5.**  
Mapa esquemático da área de vida da população-modelo MATEST.

4.7. AGRUPAMENTO DOS DADOS DA POPULAÇÃO-MODELO MATEST

Os dados da população-modelo MATEST, foram também agrupados em classes. Este agrupamento serviu para se ter uma visualização melhor sobre o conjunto, mas fez com que parte da informação fosse perdida. A forma com que as classes são construídas é, portanto, muito importante na melhoria ou não da interpretação posterior dos resultados obtidos. O agrupamento das classes de idades, que no exemplo são 18, foram feitos em intervalos que refletissem de algum modo características biológicas dos indivíduos (Tabela 4.7).

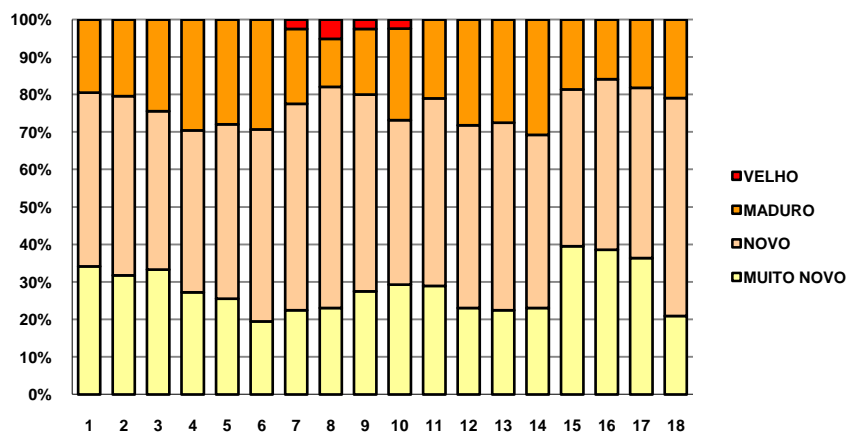
**Tabela 4.7.**  
As quatro classes de idade em que foram separados os indivíduos da população-modelo MATEST. Nas amostragens sobre esta população, o indivíduo terá sua idade final (última coleta) associada a uma destas classes, e sua idade mínima admitida na classe (IMA), será assumida como a do valor médio da classe. Em classes em que este valor não é inteiro, será tomado o valor imediatamente superior à média.

classe de idade	código	intervalo de abrangência (dias)	idade média (dias)	IMA
muito novo	1	1 a 3	2	2
novo	2	4 a 9	6,5	7
maduro	3	10 a 14	12	12
velho	4	15 a 18	16,5	17

Neste caso, houve a formação de um número menor de classes etárias (Tabela 4.8) que puderam ser mais facilmente colocadas em um gráfico (Figuras 4.6).

**Tabela 4.8.**  
Matriz da estrutura etária da população-modelo MATEST agrupada por classes de idade por amostra.

AMOSTRA	data	CLASSES DE IDADE		
		NOVO	MADURO	VELHO
1	7-III	19	8	0
2	8-III	21	9	0
3	9-III	19	11	0
4	10-III	19	13	0
5	11-III	20	12	0
6	12-III	21	12	0
7	13-III	22	8	1
8	14-III	23	5	2
9	15-III	21	7	1
10	16-III	18	10	1
11	17-III	19	8	0
12	18-III	19	11	0
13	19-III	20	11	0
14	20-III	18	12	0
15	21-III	18	8	0
16	22-III	20	7	0
17	23-III	20	8	0
18	24-III	25	9	0



Uma outra maneira, é a de agrupar os dias em classes. Por exemplo, se o intervalo de classe for de três dias, ficaremos com uma nova matriz (Tabela 4.9). Estes dados agrupados também alterarão alguns parâmetros (Tabelas 4.10 e 4.11 e Figuras 4.7, 4.8 e 4.9) vistos na população-modelo sem agrupamento.

Tabela 4.9.

Matriz das idades médias dos 104 indivíduos componentes da população-modelo MATEST entre os dias 7 e 24 de março de 1981, com as datas agrupadas de três em três dias.

amostra ↘	7 A 9-III	10 A 12-III	13 A 15-III	16 A 18-III	19 A 21-III	22 A 24-III	← datas	tempo de permanência	#
# indivíduo	1	2	3	4	5	6	idade da morte	↘	# indivíduo
1	12,5	-	-	-	-	-	12,5	2	1
2	11,5	-	-	-	-	-	11,5	2	2
3	12	-	-	-	-	-	12	2	3
4	12	-	-	-	-	-	12	2	4
5	12	-	-	-	-	-	12	2	5
6	12	14	-	-	-	-	14	5	6
7	12	14	-	-	-	-	14	5	7
8	12	14	-	-	-	-	14	5	8
9	10	13	16	18	-	-	18	11	9
10	9	12	-	-	-	-	12	5	10
11	9	12	-	-	-	-	12	5	11
12	9	11,5	-	-	-	-	11,5	5	12
13	9	12	14,5	-	-	-	14,5	8	13
14	8	11	-	-	-	-	11	5	14
15	8	11	-	-	-	-	11	5	15
16	8	11	-	-	-	-	11	5	16
17	8	11	13	-	-	-	13	8	17
18	8	11	13	-	-	-	13	8	18
19	7	-	-	-	-	-	7	2	19
20	7	10	12	-	-	-	12	8	20
21	7	10	12	-	-	-	12	8	21
22	6,5	-	-	-	-	-	6,5	2	22
23	6	9	11,5	-	-	-	11,5	8	23
24	6	9	12	-	-	-	12	8	24
25	6	-	-	-	-	-	6	2	25
26	5	8	11	-	-	-	11	8	26
27	5	7	-	-	-	-	7	5	27
28	4	7	10	12	-	-	12	11	28
29	4	7	10	12	-	-	12	11	29
30	4	7	-	-	-	-	7	5	30
31	3,5	-	-	-	-	-	3,5	2	31
32	3	6	9	11	-	-	11	11	32
33	3	6	9	11,5	-	-	11,5	11	33
34	3	6	9	11	-	-	11	11	34
35	3	6	-	-	-	-	6	5	35
36	2	5	8	11	-	-	11	11	36
37	2	5	8	11	13	-	13	14	37
38	2	5	8	11	-	-	11	11	38
39	2	5	8	10	-	-	10	11	39
40	2	5	-	-	-	-	5	5	40
41	2	5	8	11	13,5	-	13,5	14	41
42	1,5	4	7	10	12	-	12	14	42
43	1,5	4	7	10	12,5	-	12,5	14	43
44	1,5	4	7	10	12	-	12	14	44
45	1,5	4	7	-	-	-	7	8	45
46	1	3	6	9	11,5	-	11,5	14	46
47	1	3	6	9	12	-	12	14	47
48	1	3	6	9	11,5	-	11,5	14	48
49	1	3	6	9	11,5	-	11,5	14	49
50	1	3	6	-	-	-	6	5	50
51	-	2	5	8	11	-	11	14	51
52	-	2	5	8	11	-	11	14	52
53	-	1,5	4	7	10	12	12	14	53
54	-	1,5	4	7	10	13	13	14	54
55	-	1	4	7	10	12,5	12,5	14	55
56	-	1,5	4	7	10	-	10	11	56
57	-	1	3	6	9	11,5	11,5	14	57

Tabela 4.9. continuação...

amostra ↓	7 A 9-III	10 A 12-III	13 A 15-III	16 A 18-III	19 A 21-III	22 A 24-III	← datas	tempo de permanência	amostra
# indivíduo	1	2	3	4	5	6	idade da morte	↓	# indivíduo
58	-	1	3	6	9	11	11	14	58
59	-	-	2	5	8	11	11	11	59
60	-	-	2	5	-	-	5	5	60
61	-	-	2	5	8	11	11	11	61
62	-	-	1,5	4	7	10	10	11	62
63	-	-	1,5	4	6	-	6	11	63
64	-	-	1,5	4	7	10	10	11	64
65	-	-	1,5	4	7	10	10	11	65
66	-	-	1	3	6	9	12	11	66
67	-	-	1	3	6	9	9	11	67
68	-	-	1	3	6	9	12	11	68
69	-	-	1	3	6	9	12	11	69
70	-	-	-	2	5	8	12	8	70
71	-	-	-	2	5	8	12	8	71
72	-	-	-	2	5	8	12	8	72
73	-	-	-	2	5	8	12	8	73
74	-	-	-	1,5	4	7	11	8	74
75	-	-	-	1,5	4	7	13	8	75
76	-	-	-	1,5	4	6,5	7	8	76
77	-	-	-	1	3	6	10	8	77
78	-	-	-	1	3	6	8	8	78
79	-	-	-	-	2	5	12	5	79
80	-	-	-	-	2	5	12	5	80
81	-	-	-	-	2	5	12	5	81
82	-	-	-	-	2	5	12	5	82
83	-	-	-	-	1,5	4	15	5	83
84	-	-	-	-	1,5	4	11	5	84
85	-	-	-	-	1,5	4	13	5	85
86	-	-	-	-	1	3	13	5	86
87	-	-	-	-	1	3	14	5	87
88	-	-	-	-	1	3	10	5	88
89	-	-	-	-	1	3	11	5	89
90	-	-	-	-	1	3	12	5	90
91	-	-	-	-	1	3	16	5	91
92	-	-	-	-	1	3	12	5	92
93	-	-	-	-	1	3	13	5	93
94	-	-	-	-	1	3	11	5	94
95	-	-	-	-	1	3	12	5	95
96	-	-	-	-	-	2	12	2	96
97	-	-	-	-	-	2	12	2	97
98	-	-	-	-	-	2	12	2	98
99	-	-	-	-	-	2	12	2	99
100	-	-	-	-	-	1,5	12	2	100
101	-	-	-	-	-	1,5	12	2	101
102	-	-	-	-	-	1	13	2	102
103	-	-	-	-	-	1	12	2	103
104	-	-	-	-	-	1	11	2	104

**Tabela 4.10.**

Frequências das classes de idades de morte de cada um dos 104 indivíduos formadores da população-modelo MATEST com os dados agrupados.

Idade máxima = 15 dias

Idade média da população (no conjunto) = 11,4 dias

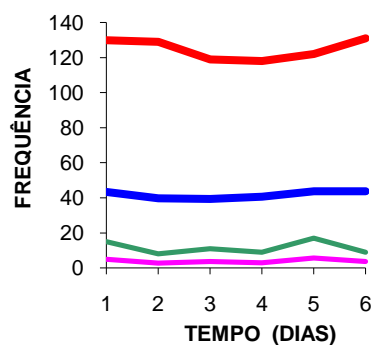
Taxa de sobrevivência média = 0,

IDADE	FREQUÊNCIA	TOTAL
MUITO NOVO	0	0
NOVO	15	(15)(6,5) = 97,5
MADURO	85	(85)(12) = 1020
VELHO	4	(4)(16,5) = 66
$\Sigma$	104	1183,5

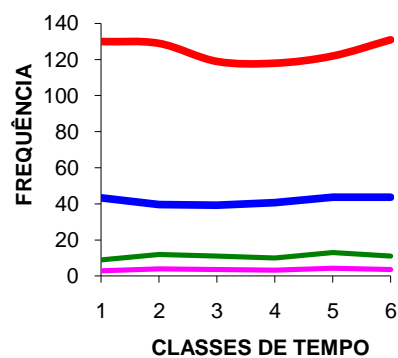
**Tabela 4.11.**

Frequências, na população-modelo MATEST, das somatórias dos recrutamentos, mortes e número total, em cada classe de data e no conjunto. Entre parênteses estão os valores médios de cada intervalo.

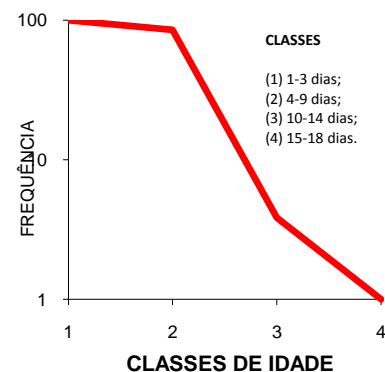
amostra agrupada	RECRUTAMENTO (sommas)	RECRUTAMENTO (médias)	MORTES (sommas)	MORTES (médias)	POPULAÇÃO TOTAL (sommas)	POPULAÇÃO TOTAL (médias)
1	15	5,0	9	3,0	130	43,3
2	8	2,7	12	4,0	129	39,7
3	11	3,7	11	3,7	119	39,3
4	9	3,0	10	3,3	118	40,7
5	17	5,7	13	4,3	122	43,7
6	9	3,6	11	3,7	131	43,7
$\Sigma$	69	23,7	66	22,0	749	250,4
x	11,5	3,9	11,0	3,7	124,8	41,7
s	3,6742	1,1675	1,4142	0,4676	5,8452	2,0646

**Figura 4.7.**

Número total de indivíduos e número recrutado por dia na população-modelo MATEST com as datas agrupadas.

**Figura 4.8.**

Número total de indivíduos e número de mortes por dia na população-modelo MATEST.

**Figura 4.9.**

Curva de sobrevivência da população-modelo MATEST com as idades agrupadas em classes.

4.8. POPULAÇÃO-MODELO MATCON

Este modelo representou apenas parte de uma geração de uma população de outra espécie hipotética de borboleta (Tabela 4.12).

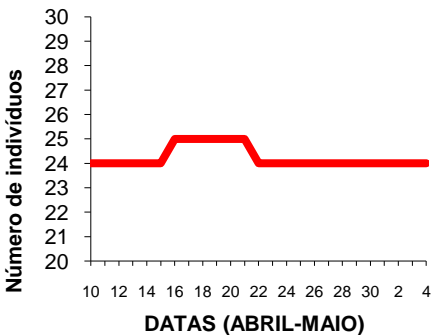
Tabela 4.12.  
Matriz de idades dos 25 indivíduos componentes da população-modelo MATCON entre os dias 10 de abril e 4 de maio de 1990.

	ABRIL																				MAIO						
	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	1	2	3	4		
#	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	IM	TP
1	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	90	25
2	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	93	25
3	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	95	25
4	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	96	25
5	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	98	25
6	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	78	25
7	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	89	25
8	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	90	25
9	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	94	25
10	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	92	25
11	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80	81	82	83	84	85	86	87	88	89	91	25
12	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	88	25
13	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	95	25
14	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	96	25
15	80	81	82	83	84	85	86	87	88	89	90	91	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	91	12
16	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	94	25
17	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	93	25
18	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	95	25
19	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	92	25
20	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	96	25
21	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	98	25
22	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	94	25
23	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79	99	25
24	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	92	25
25	-	-	-	-	-	-	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	79	19
X	31,4	32,4	33,4	34,4	35,4	36,4	37,0	38,0	39,0	40,0	41,0	39,9	40,9	41,9	42,9	43,9	44,9	45,9	46,9	47,9	48,9	49,9	50,9	51,9	52,9	92,3	24,2
N	24	24	24	24	24	24	25	25	25	25	25	25	24	24	24	24	24	24	24	24	24	24	24	24	24	24	

A idade máxima foi de 98 dias (média de 92,3 dias). No período de tempo escolhido, esta população teve a característica de ter sido muito estável, com os seus totais diários variando entre 24 e 25 indivíduos (Tabela 4.13), com uma variação de menos de 1% em torno do valor médio de 24,2 indivíduos.

A densidade populacional variou entre 207 e 215 indivíduos por 1.000 m<sup>2</sup> e a densidade linear entre 12,0 e 12,5 indivíduos por 100 m (Tabela 4.14 e Figura 4.10).

Figura 4.10.  
Tamanho e densidade populacional em 25 dias sucessivos da população-modelo MATCON (dados da tabela 4.14).



**Tabela 4.13.**  
Frequências, na população-modelo MATCON, dos recrutamentos, mortes e número total, em cada data e no conjunto.

data	#	RECRUTAMENTO	MORTES	POPULAÇÃO TOTAL
10-ABR	1	0	0	24
11-ABR	2	0	0	24
12-ABR	3	0	0	24
13-ABR	4	0	0	24
14-ABR	5	0	0	24
15-ABR	6	0	0	24
16-ABR	7	1	0	25
17-ABR	8	0	0	25
18-ABR	9	0	0	25
19-ABR	10	0	0	25
20-ABR	11	0	0	25
21-ABR	12	0	1	25
22-ABR	13	0	0	24
23-ABR	14	0	0	24
24-ABR	15	0	0	24
25-ABR	16	0	0	24
26-ABR	17	0	0	24
27-ABR	18	0	0	24
28-ABR	19	0	0	24
29-ABR	20	0	0	24
30-ABR	21	0	0	24
1-MAI	22	0	0	24
2-MAI	23	0	0	24
3-MAI	24	0	0	24
4-MAI	25	0	0	24
$\Sigma$		1	1	606
$\bar{x}$		0,04	0,04	24,2

**Tabela 4.14.**

Tamanho e densidade populacional em 25 dias sucessivos na população-modelo MATCON. (A) na área total de 116 m<sup>2</sup>; com os resultados expressos em 1.000 m<sup>2</sup>. (B) no transeito linear total de 200 m, com os resultados expressos em densidade linear /100 m.

data	#	número total de indivíduos na população	densidade (indivíduos por área de 1.000 m <sup>2</sup> )	densidade linear (indivíduos por transeito linear de 100 m)
10-ABR	1	24	(24)(1.000)/(100) = 207	(24)(100) / (200) = 12,0
11-ABR	2	24	207	12,0
12-ABR	3	24	207	12,0
13-ABR	4	24	207	12,0
14-ABR	5	24	207	12,0
15-ABR	6	24	207	12,0
16-ABR	7	25	215	12,5
17-ABR	8	25	215	12,5
18-ABR	9	25	215	12,5
19-ABR	10	25	215	12,5
20-ABR	11	25	215	12,5
21-ABR	12	25	215	12,5
22-ABR	13	24	207	12,0
23-ABR	14	24	207	12,0
24-ABR	15	24	207	12,0
25-ABR	16	24	207	12,0
26-ABR	17	24	207	12,0
27-ABR	18	24	207	12,0
28-ABR	19	24	207	12,0
29-ABR	20	24	207	12,0
30-ABR	21	24	207	12,0
1-MAI	22	24	207	12,0
2-MAI	23	24	207	12,0
3-MAI	24	24	207	12,0
4-MAI	25	24	207	12,0



As taxas de recrutamento e de mortalidade foram quase sempre zero, com a emergência de um indivíduo no dia 16 de abril e a morte de apenas 1 indivíduo no dia 21 de abril. No período de 25 dias, a população total integrada foi de 606 indivíduos.

Como o número de classes de idade foi muito grande, a estrutura etária só foi estudada nos dados agrupados.

O tempo de permanência na população (tempo que cada indivíduo permaneceu no intervalo de 25 dias) variou entre 12 e 25 dias, com uma média aritmética de 24,24 dias e uma média geométrica de 24,01 dias. A idade média de cada indivíduo na população, e que representa sua expectativa de vida, foi de 92,32 dias o que correspondeu à uma taxa de sobrevivência de 0,9892. Também aqui, a expectativa de vida foi calculada levando-se em conta as idades de morte de cada um dos 25 indivíduos presentes.

A idade da morte dos 25 indivíduos (Tabela 4.15 e Figura 4.11), permitiu construir a curva de sobrevivência (Figura 4.12), que foi do tipo I e uma tabela de vida (Tabela 4.16). Essa tabela de vida permitiu conhecer a expectativa de vida, em dias, dos indivíduos de cada idade (Figura 4.13).

Durante o período amostral, cada indivíduo percorreu toda a área entre os pontos A e K (Figura 4.14). A distância AK foi de 200 m e a área total do polígono formado de 116 m<sup>2</sup>.

**Tabela 4.15.**

Tabela com as frequências das idades de morte de cada um dos 25 indivíduos formadores da população-modelo MATCON.

IDADE	FREQUÊNCIA	TOTAL
78	1	78
79	1	79
80	0	0
81	0	0
82	0	0
83	0	0
84	0	0
85	0	0
86	0	0
87	0	0
88	1	88
89	1	89
90	2	180
91	2	182
92	3	276
93	2	186
94	3	282
95	3	285
96	3	288
97	0	0
98	2	196
99	1	99
<b>Σ</b>	<b>25</b>	<b>2308</b>

Figura 4.11.

Frequência das idades máximas (idade da morte) de cada um dos 35 indivíduos na população-modelo MATCON.

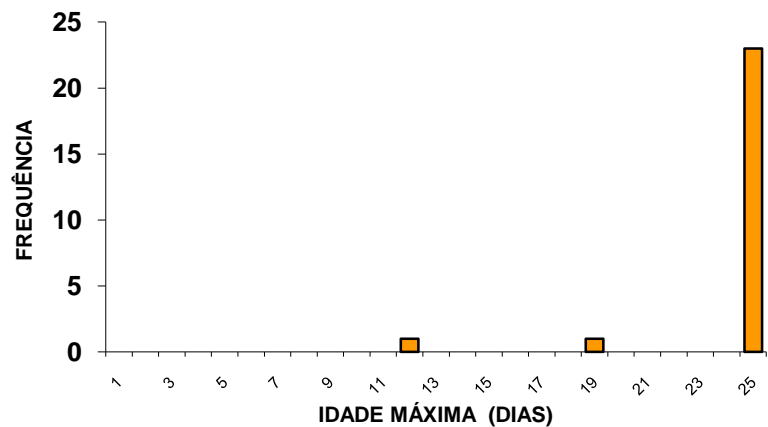


Figura 4.12.

Curva de sobrevivência da população-modelo MATCON.

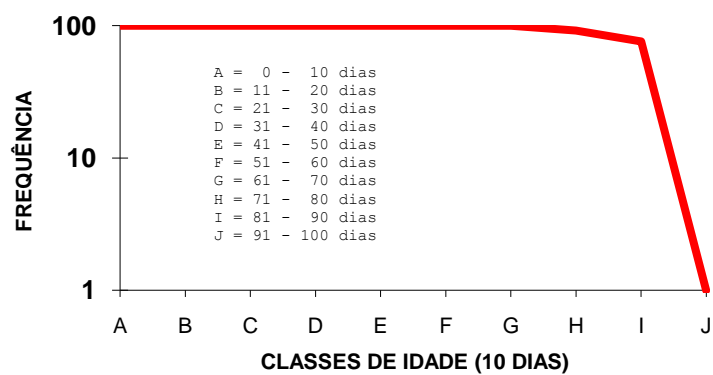
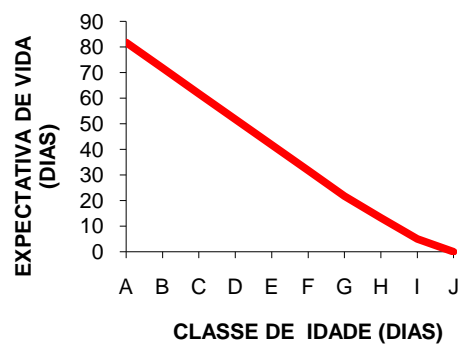


Tabela 4.16. Tabela de vida da população-modelo MATCON.							
intervalo de idade (dias)	Lx	lx	dx	qx	sx	Tx	ex
0-10	100,00000	100,00000	0,00000	0,00000	1,00000	818,00000	8,18000
11-20	100,00000	100,00000	0,00000	0,00000	1,00000	718,00000	7,18000
21-30	100,00000	100,00000	0,00000	0,00000	1,00000	618,00000	6,18000
31-40	100,00000	100,00000	0,00000	0,00000	1,00000	518,00000	5,18000
41-50	100,00000	100,00000	0,00000	0,00000	1,00000	418,00000	4,18000
51-60	100,00000	100,00000	0,00000	0,00000	1,00000	318,00000	3,18000
61-70	96,00000	100,00000	8,00000	0,08000	0,92000	218,00000	2,18000
71-80	84,00000	92,00000	16,00000	0,17391	0,82609	122,00000	1,32609
81-90	38,00000	76,00000	76,00000	1,00000	0,00000	38,00000	0,50000
91-100	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000	1,00000	0,00000	0,00000

Figura 4.13.

Expectativa de vida (dias) da população-modelo MATCON em função da idade dos indivíduos.



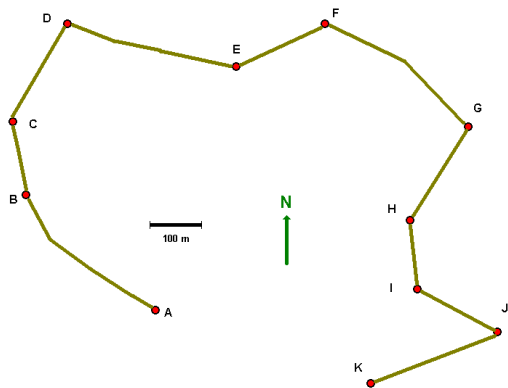


Figura 4.14.  
Mapa esquemático da área de vida da população-modelo MATCON.

4.9. AGRUPAMENTO DOS DADOS DA POPULAÇÃO-MODELO MATCON

Como na população MATEST, os dados da população-modelo MATCON, também foram agrupados em classes. Na construção da tabela de vida as classes etárias foram agrupadas em intervalos de 10 dias para não tornar a tabela muito longa.

No entanto, no agrupamento dos dados, as classes etárias foram colocadas de forma diferente (Tabela 4.17) que refletiam melhor as características biológicas do grupo (Tabela 4.18 e Figura 4.15).

Tabela 4.17.

As quatro classes de idade em que foram separados os indivíduos da população-modelo MATCON.

classe de idade	código	intervalo de abrangência (dias)	idade média (dias)	IMA
muito novo	1	1 - 10	5	6
imaturo I	2	11 - 30	20	21
imaturo II	3	31 - 50	40	41
maduro I	4	51 - 70	60	61
velho	5	71 - 100	85	86

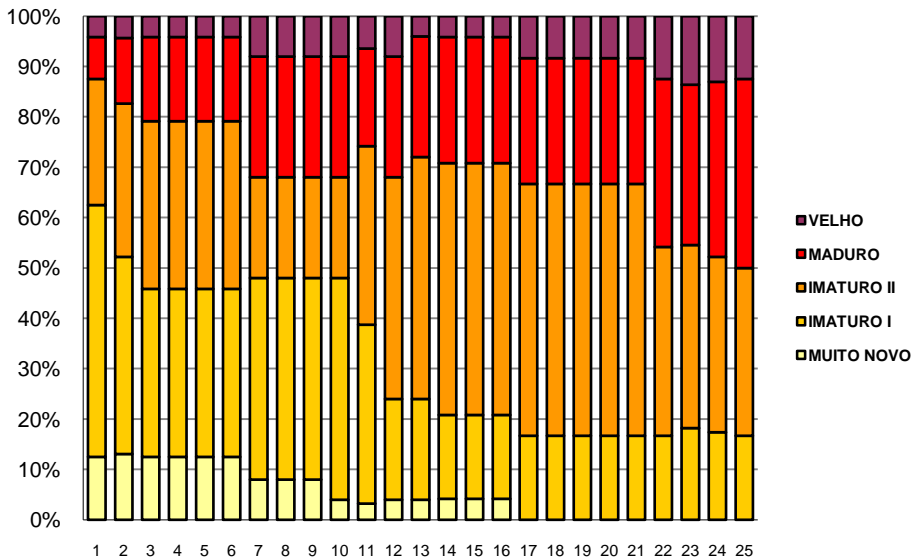


Figura 4.15.  
Estrutura etária da população MATCON.

**Tabela 4.18.**  
Matriz da estrutura etária da população-modelo MATCON agrupada por classes de idade por amostra.

AMOSTRA	data	CLASSES DE IDADE				
		MUITO NOVO	IMATURO I	IMATURO II	MADURO	VELHO
1	10-ABR	3	12	6	2	1
2	11-ABR	3	9	7	3	1
3	12-ABR	3	8	8	4	1
4	13-ABR	3	8	8	4	1
5	14-ABR	3	8	8	4	1
6	15-ABR	3	8	8	4	1
7	16-ABR	2	10	5	6	2
8	17-ABR	2	10	5	6	2
9	18-ABR	2	10	5	6	2
10	19-ABR	1	11	5	6	2
11	20-ABR	1	11	11	6	2
12	21-ABR	1	5	11	6	2
13	22-ABR	1	5	12	6	1
14	23-ABR	1	4	12	6	1
15	24-ABR	1	4	12	6	1
16	25-ABR	1	4	12	6	1
17	26-ABR	0	4	12	6	2
18	27-ABR	0	4	12	6	2
19	28-ABR	0	4	12	6	2
20	29-ABR	0	4	12	6	2
21	30-ABR	0	4	12	6	2
22	1-MAI	0	4	9	8	3
23	2-MAI	0	4	8	7	3
24	3-MAI	0	4	8	8	3
25	4-MAI	0	4	8	9	3

#### 4.10. POPULAÇÃO-MODELO MATVAR

Neste modelo, a população foi de uma espécie semélpara de borboleta que teve a característica de ter um rápido crescimento e uma duração de geração de adultos de apenas oito dias com um total de 50 indivíduos machos com baixa longevidade (Tabela 4.19). Também neste modelo as fêmeas foram ignoradas.

**Tabela 4.19.**  
Matriz de idades dos 50 indivíduos componentes da- população MATVAR entre os dias 11 e 18 de janeiro de 1990.

amostra ↘ # indivíduo	11 1	12 2	13 3	14 4	15 5	16 6	17 7	18 8	↙ datas idade da morte	tempo de permanência	# indivíduo
1	1	2	3	4	0	0	0	0	4	4	1
2	1	2	3	4	0	0	0	0	4	4	2
3	0	1	2	3	4	0	0	0	4	4	3
4	0	1	2	3	4	0	0	0	4	4	4
5	0	1	2	3	4	0	0	0	4	4	5
6	0	1	2	3	0	0	0	0	3	3	6
7	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	7
8	0	0	1	2	3	4	0	0	4	4	8
9	0	0	1	2	3	4	0	0	4	4	9
10	0	0	1	2	3	4	0	0	4	4	10
11	0	0	1	2	3	4	0	0	4	4	11
12	0	0	1	2	3	4	0	0	4	4	12
13	0	0	1	2	3	0	0	0	3	3	13
14	0	0	1	2	0	0	0	0	2	2	14
15	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	15
16	0	0	0	1	2	3	4	0	4	4	16
17	0	0	0	1	2	3	4	0	4	4	17
18	0	0	0	1	2	3	4	0	4	4	18
19	0	0	0	1	2	3	4	0	4	4	19
20	0	0	0	1	2	3	4	0	4	4	20
21	0	0	0	1	2	3	4	0	4	4	21
22	0	0	0	1	2	3	4	0	4	4	22
23	0	0	0	1	2	3	4	0	4	4	23
24	0	0	0	1	2	3	4	0	4	4	24
25	0	0	0	1	2	3	0	0	3	3	25
26	0	0	0	1	2	3	0	0	3	3	26
27	0	0	0	1	2	3	0	0	3	3	27
28	0	0	0	1	2	0	0	0	2	2	28
29	0	0	0	1	2	0	0	0	2	2	29
30	0	0	0	1	2	0	0	0	2	2	30
31	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	31
32	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	32
33	0	0	0	0	1	2	3	4	4	4	33
34	0	0	0	0	1	2	3	4	4	4	34
35	0	0	0	0	1	2	3	4	4	4	35
36	0	0	0	0	1	2	3	0	3	3	36
37	0	0	0	0	1	2	3	0	3	3	37
38	0	0	0	0	1	2	0	0	2	2	38
39	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	39
40	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	40
41	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	41
42	0	0	0	0	0	1	2	3	3	3	42
43	0	0	0	0	0	1	2	3	3	3	43
44	0	0	0	0	0	1	2	0	2	2	44
45	0	0	0	0	0	1	2	0	2	2	45
46	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	46
47	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	47
48	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	48
49	0	0	0	0	0	0	1	2	2	2	49
50	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	50

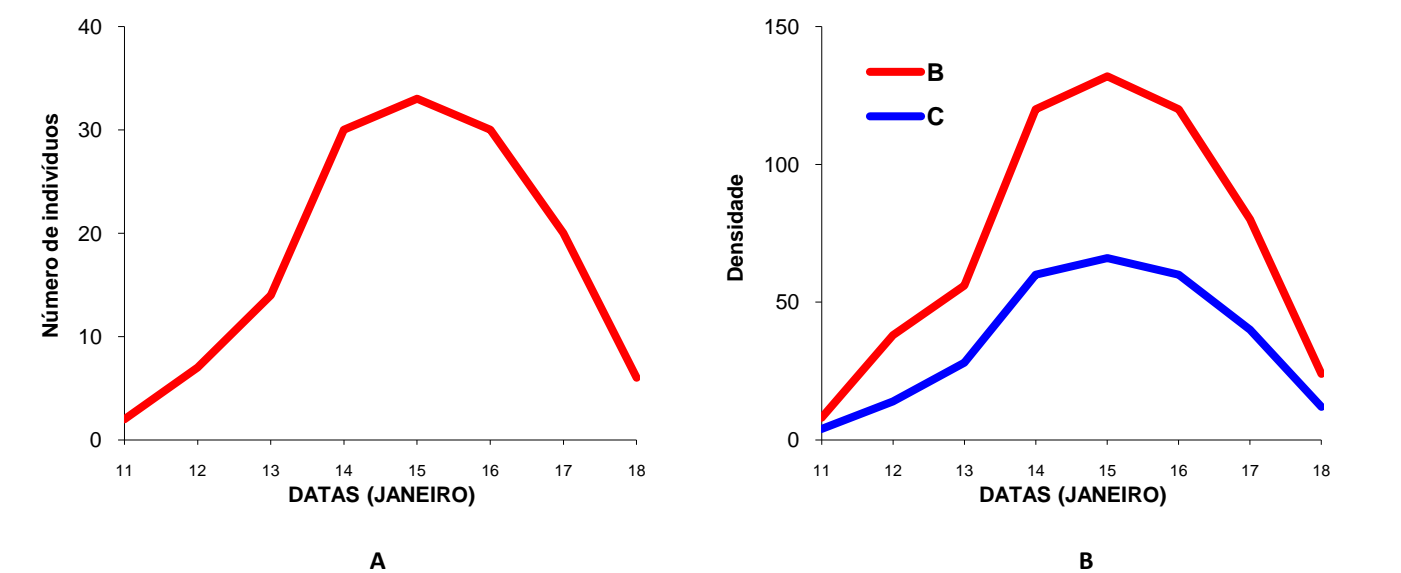
Os totais diários variaram entre 2 e 33 indivíduos (Tabela 4.20), com um valor médio de 17,8 indivíduos. A densidade populacional variou entre 8 e 132 indivíduos por 1.000 m<sup>2</sup> e a densidade linear entre 4 e 66 indivíduos por 100 m (Tabela 4.21 e Figura 4.16).

**Tabela 4.20.**  
Tabela com as frequências, na população -modelo MATVAR, dos recrutamentos, mortes e número total, em cada data e no conjunto.

#	data	RECRUTAMENTO	MORTES	POPULAÇÃO TOTAL
1	11-JAN	2	0	2
2	12-JAN	5	1	7
3	13-JAN	8	1	14
4	14-JAN	17	6	30
5	15-JAN	9	10	33
6	16-JAN	7	12	30
7	17-JAN	2	14	20
8	18-JAN	0	6	6
	Σ	50	50	142
	x	6,25	6,25	17,75

**Tabela 4.21.**  
Tamanho e densidade populacional em 8 dias sucessivos na população-modelo MATVAR. (A) na área total de 250 m²; com os resultados expresso em 1.000 m². (B) no transeto linear total de 50 m, com os resultados expressos em densidade linear /100 m.

data	número total de indivíduos na população	densidade (indivíduos por área de 1.000 m²)	densidade linear (indivíduos por transeto linear de 100 m)
11-III	2	$(2)(1.000)/(250) = 8$	$(2)(100)/(50) = 4$
12-III	7	28	14
13-III	14	56	28
14-III	30	120	60
15-III	33	132	66
16-III	30	120	60
17-III	20	80	40
18-III	6	24	12



**Figura 4.16.**  
Tamanho e densidade populacional em 8 dias sucessivos da população-modelo MATVAR (dados da figura 3). (A) Número de indivíduos por dia. (B) Densidade por área de 1.000 m²; (C) densidade por transeto linear de 100 m.

A taxa de recrutamento foi variável tendendo a uma distribuição normal, com um mínimo de 2 e um máximo de 17 indivíduos no pico da geração. A taxa de mortalidade teve uma distribuição aproximadamente semelhante à de recrutamento, mas atrasada de a dia, com o número de mortes

variando entre 0 e 14 indivíduos por dia. Durante os 8 dias, foram recrutados 50 indivíduos e ocorreram 50 mortes. Neste período, a população total integrada foi de 142 indivíduos.

A estrutura etária da população (Tabela 4.22 e Figura 4.17) mostrou uma grande variação durante a geração sendo o valor modal de 1 dia e a idade máxima de 4 dias.

Tabela 4.22.					
Matriz da estrutura etária da população-modelo MATVAR por amostra e baseada nos 50 indivíduos presentes no intervalo estudado.					
		classes de idades			
data	#	1	2	3	4
11-JAN	1	2	0	0	0
12-JAN	2	5	2	0	0
13-JAN	3	8	4	2	0
14-JAN	4	17	7	4	2
15-JAN	5	9	15	6	3
16-JAN	6	7	6	12	5
17-JAN	7	2	4	5	9
18-JAN	8	0	1	2	3
	Σ	51	41	34	26

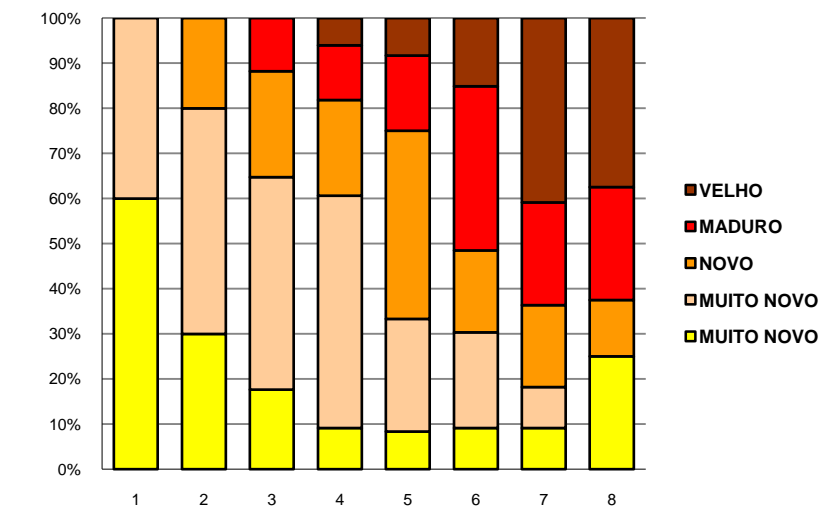


Figura 4.17.  
Estrutura etária da população MATVAR.

O tempo de permanência na população (tempo que cada indivíduo permaneceu no intervalo de 25 dias) variou entre 1 e 4 dias, com uma média aritmética de 2,8 dias e uma média geométrica de 2,5 dias. A idade média de cada indivíduo na população, e que representa sua expectativa de vida, foi de 2,84 dias o que corresponde à uma taxa de sobrevivência de 0,6479. A idade da morte dos 50 indivíduos (Tabela 4.23 e Figura 4.18), permitiu construir a curva de sobrevivência (Figura 4.19), que é do tipo I e uma tabela de vida (Tabela 4.24).

Tabela 4.23.		
Tabela com as frequências das idades de morte de cada um dos 50 indivíduos formadores da população-modelo MATVAR.		
IDADE	FREQUÊNCIA	TOTAL
1	11	11
2	8	16
3	9	27
4	22	88
Σ	50	142

Figura 4.18.

Frequência das idades máximas (idade da morte) de cada um dos 50 indivíduos na população-modelo MATVAR.

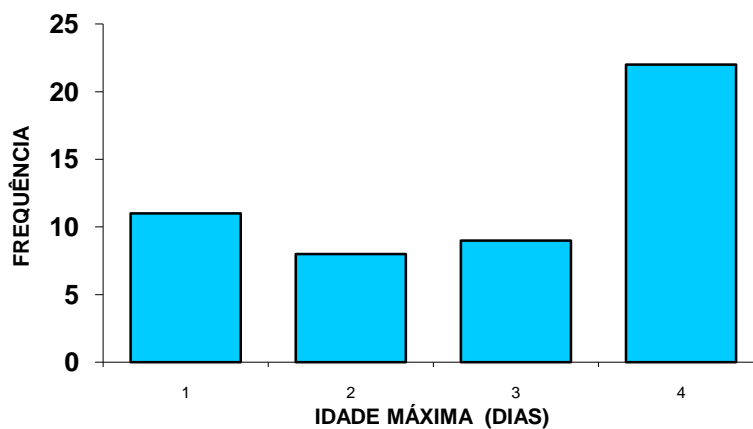


Figura 4.19.

Curva de sobrevivência da população-modelo MATVAR.

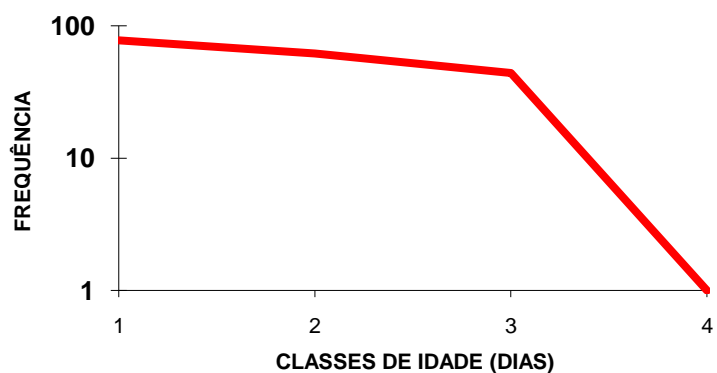


Tabela 4.24.

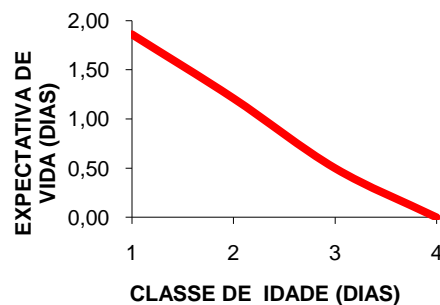
Tabela de vida da população-modelo MATVAR.

intervalo de idade (dias)	Lx	lx	dx	qx	sx	Tx	ex
1	70,00000	78,00000	16,00000	0,20513	0,79487	145,00000	1,85897
2	53,00000	62,00000	18,00000	0,29032	0,70968	75,00000	1,20968
3	22,00000	44,00000	44,00000	1,00000	0,00000	22,00000	0,50000
4	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000	1,00000	0,00000	0,00000

A tabela de vida permitiu conhecer a expectativa de vida, em dias, dos indivíduos de cada idade (Figura 4.20).

Figura 4.20.

Expectativa de vida (dias) da população-modelo MATVAR em função da idade dos indivíduos.





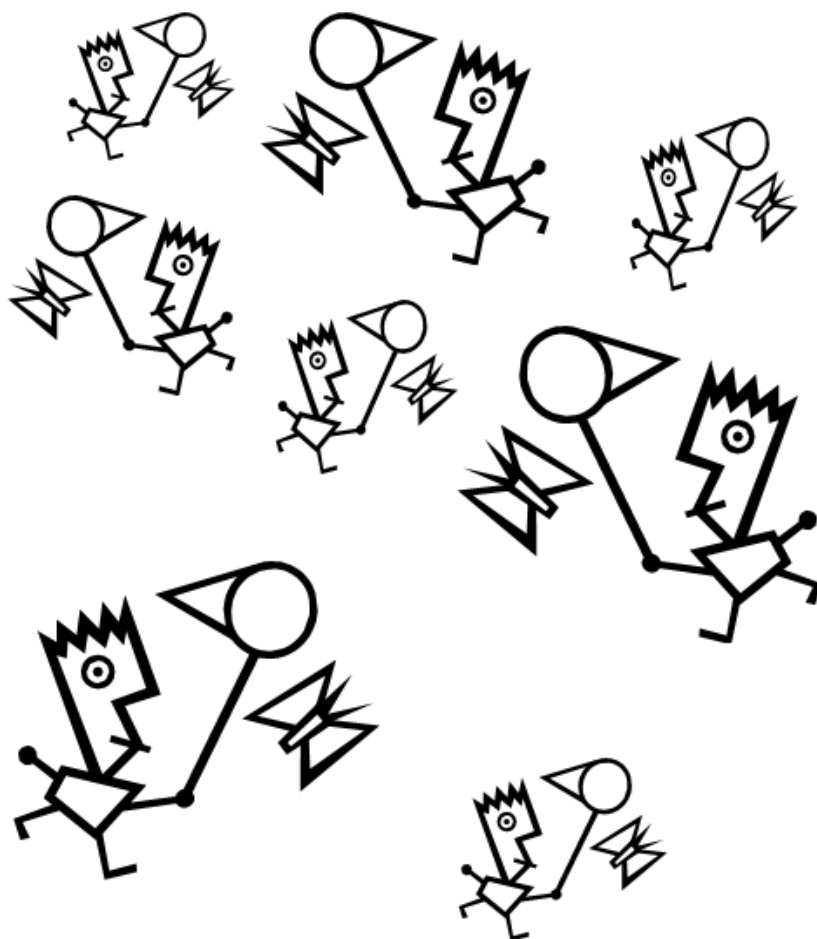
Durante o período amostral, cada indivíduo percorreu toda a área entre os pontos A e B (Figura 4.21). Os indivíduos desta espécie não tinham capacidade de se deslocar dentro da floresta, e por isto, a área de vida da população também não pode ser calculada pelo processo dos polígonos.

**Figura 4.21.**

Mapa esquemático da área de vida da população-modelo MATVAR.

## Parte 5

# Simulações



## 5.1. SIMULAÇÃO SIMEST

Para simular uma situação real, não se fizeram amostras nos dias 11, 17 e 19 de março, e os dados brutos de campo para cada amostra, foram colocados em fichas de campo (Figura 5.1). O esforço amostral ficou em torno de 30%, incluindo as recapturas. Os dados das fichas de campo foram colocados na matriz de campo (Tabela 5.1).

Figura 5.1.

Fichas de campo das 15 amostras aleatórias feitas sobre a população modelo. (n°) número do indivíduo; (C) condição de captura ou recaptura; (I) classe de idade; (S) sexo; (L) local.

DATA: 7-III-90						
n°	C	I	S	L	horário	observações
3	C	3	M	A	0900	
12	C	2	M	A	0923	
16	C	2	M	A	0941	R 1011 (B), 1033 (C)
18	C	2	M	C	1032	
23	C	2	M	C	1035	
26	C	2	M	D	1042	
27	C	1	M	D	1051	
31	C	1	M	D	1056	
33	C	1	M	D	1100	
37	C	1	M	E	1107	

DATA: 9-III-90						
n°	C	I	S	L	horário	observações
7	C	3	M	D	0915	
12	R	2	M	C	0930	
15	C	3	M	C	0932	
17	C	2	M	C	1000	R 1033 (A)
18	R	2	M	E	1010	
24	C	2	M	E	1015	
28	C	2	M	E	1018	
30	C	2	M	A	1026	
40	C	1	M	A	1040	
43	C	1	M	A	1103	

DATA: 8-III-90						
n°	C	I	S	L	horário	observações
1	C	3	M	A	0832	
8	C	3	M	A	0856	
16	R	2	M	C	0901	
18	R	2	M	C	0912	
21	C	2	M	C	0920	
22	C	2	M	D	0934	
29	C	1	M	D	0936	
34	C	1	M	D	0940	
36	C	-	M	E	0956	idade não verificada ?
42	C	1	M	E	1010	R 1013 (A), R 1020 (B)

DATA: 10-III-90						
n°	C	I	S	L	horário	observações
12	R	3	M	C	0912	
13	C	3	M	C	0923	
16	R	3	M	C	0940	
27	R	2	M	A	0950	
29	R	2	M	B	1010	
32	C	2	M	B	1015	R 1030 (D)
34	R	2	M	D	1018	
35	C	2	M	D	1028	R 1038 (E)
37	R	2	M	E	1032	
45	C	1	M	E	1040	

DATA: 12-III-90						
n°	C	I	S	L	horário	observações
9	C	4	M	A	0932	
16	R	3	M	B	0940	
33	R	2	M	B	0950	
36	C	2	M	C	1012	
38	R	2	M	C	1015	
39	C	2	M	E	1141	
40	R	2	M	C	1032	
42	R	2	M	C	1100	
44	C	2	M	D	1110	
49	C	2	M	D	1112	
50	C	2	M	D	1118	
56	C	1	M	E	1129	
57	C	1	M	E	1140	

DATA: 15-III-90						
n°	C	I	S	L	horário	observações
26	R	3	M	E	0834	
34	R	2	M	E	0834	
36	R	2	M	E	0850	
38	R	2	M	D	0910	
44	R	2	M	D	0913	
46	C	2	M	D	0915	
54	R	2	M	C	1000	
57	R	2	M	B	1012	
58	C	2	M	B	1020	
65	C	1	M	A	1030	
67	C	1	M	A	1034	
68	C	1	M	A	1040	

Figura 54. continuação.

DATA: 13-III-90						
n°	C	I	S	L	horário	observações
17	R	3	M	E	0939	
24	R	3	M	E	0942	
29	R	2	M	E	0956	
33	R	2	M	B	0958	
37	R	2	M	B	0959	
39	R	2	M	A	1000	
42	R	2	M	A	1010	
47	C	2	M	C	1010	
50	R	2	M	C	1012	
54	C	1	M	C	1018	R 10132 (A)
55	C	1	M	C	1029	

DATA: 14-III-90						
n°	C	I	S	L	horário	observações
26	R	3	M	E	0813	R 1013 (A)
32	R	2	M	E	0830	
43	R	2	M	D	0910	
47	R	2	M	D	0920	
50	R	2	M	C	0940	R 1023 (B)
51	C	2	M	C	0950	
55	R	2	M	C	0956	R 1012 (C)
56	R	2	M	C	0958	
64	C	1	M	C	1030	

DATA: 20-III-90						
n°	C	I	S	L	horário	observações
49	R	3	M	D	0758	R 0911 (B)
51	R	3	M	D	0803	
57	R	3	M	D	0810	morto ao ser coletado !
58	R	2	M	C	0820	
65	R	2	M	C	0822	
67	R	2	M	C	0834	
77	C	1	M	C	0835	
78	C	1	M	B	0900	
80	C	1	M	B	0910	
81	C	1	M	A	0912	
84	C	1	M	A	0913	
79	C	1	M	A	0920	

DATA: 21-III-90						
n°	C	I	S	L	horário	observações
54	R	3	M	A	0915	
55	R	3	M	B	0920	
66	R	2	M	C	0932	
73	R	2	M	D	0945	
74	C	2	M	D	0948	
76	C	2	M	D	0956	
78	R	2	M	D	1010	
84	R	1	M	E	1010	
85	C	1	M	E	1010	R 1028 (A)
92	C	1	M	E	1023	
95	C	1	M	E	1034	

DATA: 16-III-90						
n°	C	I	S	L	horário	observações
28	R	3	M	A	0900	
37	R	3	M	A	0922	
43	R	2	M	A	0932	
48	C	2	M	A	0935	
51	R	2	M	A	0937	R 0954 (B)
57	R	2	M	C	0940	
61	C	2	M	C	0943	R 1012 (C)
65	R	1	M	C	0945	R 1020 (E)
66	C	1	M	E	0950	
71	C	1	M	E	1000	

DATA: 18-III-90						
n°	C	I	S	L	horário	observações
37	R	3	M	C	0923	
38	R	3	M	C	0940	
42	R	3	M	C	1010	
43	R	3	M	C	1012	
49	R	3	M	D	1014	
57	R	2	M	D	1034	
60	C	2	M	A	1036	
68	R	2	M	A	1038	
69	C	2	M	A	1038	R 1050 (A)
73	C	1	M	A	1040	R 1110 (A)

DATA: 23-III-90						
n°	C	I	S	L	horário	observações
55	R	3	M	E	0834	
70	C	2	M	D	0834	
72	R	2	M	C	0850	
76	R	2	M	C	0910	R 1015 (A), R 1100 (E)
83	C	2	M	C	0913	
85	R	2	M	A	0915	
86	C	1	M	A	1003	
92	R	1	M	A	1012	
98	R	1	M	A	1024	R 1040 (E)

DATA: 24-III-90						
n°	C	I	S	L	horário	observações
65	R	3	M	E	1100	
66	R	3	M	E	1102	
73	R	2	M	E	1104	
74	R	2	M	D	1105	
78	R	2	M	D	1108	R 1147 (A)
82	C	2	M	D	1112	
84	R	2	M	C	1123	
85	R	2	M	B	1124	
90	C	2	M	B	1127	
92	R	2	M	A	1140	
94	C	2	M	A	1145	

Figura 54. continuação.

DATA: 22-III-90						
n°	C	I	S	L	horário	observações
55	R	3	M	B	0813	
58	R	3	M	B	0820	
62	C	2	M	B	0823	
64	R	2	M	B	0834	
72	C	2	M	B	0835	
78	R	2	M	B	0850	
84	R	1	M	C	0851	
85	R	1	M	C	0900	
88	C	1	M	C	0903	
96	C	1	M	C	0911	R 0920 (A)
98	C	1	M	C	0913	

Tabela 5.1.

Matriz SIMEST, resultado da simulação sobre a matriz modelo MATEST, com um esforço de coleta de 30%. As colunas hachuradas correspondem aos dias em que não foram feitas coletas. (TP) tempo de permanência na população; (POS) coordenadas da primeira e última captura; (IMA) idade mínima assumida na última captura.

datas de amostragem (março de 1990)																					
	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	📅	dias a partir do início	
#	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	TP	POS	IMA
1	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2,2	12
3	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1,1	12
7	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	3,3	12
8	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2,2	12
9	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	6,6	17
12	C	P	R	U	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4	1,4	12
13	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	4,4	12
15	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	3,3	12
16	C	R	P	R	P	U	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	6	1,6	12
17	-	-	C	P	P	P	U	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5	3,7	12
18	C	R	U	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	1,3	7
21	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2,2	7
22	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2,2	7
23	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1,1	7
24	-	-	C	P	P	P	U	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5	3,7	12
26	C	P	P	P	P	P	P	R	U	-	-	-	-	-	-	-	-	-	9	1,9	12
27	C	P	P	U	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4	1,4	7
28	-	-	C	P	P	P	P	P	P	U	-	-	-	-	-	-	-	-	8	3,10	12
29	-	C	P	R	P	P	U	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	6	2,7	7
30	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	3,3	7
31	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1,1	2
32	-	-	-	C	P	P	P	U	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5	4,8	7
33	C	P	P	P	P	R	U	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	7	1,7	7
34	-	C	P	R	P	P	P	P	U	-	-	-	-	-	-	-	-	-	8	2,9	7
35	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	4,4	7
36	-	C	P	P	P	R	P	P	U	-	-	-	-	-	-	-	-	-	8	2,9	7
37	C	P	P	R	P	P	R	P	P	R	P	U	-	-	-	-	-	-	12	1,12	12
38	-	-	C	P	P	R	P	P	R	P	P	U	-	-	-	-	-	-	10	3,12	12
39	-	-	-	-	-	C	U	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	6,7	12
40	-	-	C	P	P	U	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4	3,6	7
42	-	C	P	P	P	R	R	P	P	P	P	U	-	-	-	-	-	-	11	2,12	12
43	-	-	C	P	P	P	P	R	P	R	P	U	-	-	-	-	-	-	10	3,12	12
44	-	-	-	-	-	C	P	P	U	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4	6,9	7
45	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	4,4	2
46	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	9,9	12
47	-	-	-	-	-	-	C	U	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	7,8	7
48	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	1	10,10	7
49	-	-	-	-	-	C	P	P	P	P	P	R	P	U	-	-	-	-	9	6,14	12
50	-	-	-	-	-	C	R	U	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	6,8	7
51	-	-	-	-	-	-	-	C	P	R	P	P	P	U	-	-	-	-	7	8,14	12
54	-	-	-	-	-	-	C	P	R	P	P	P	P	P	U	-	-	-	9	7,15	12

Tabela 5.1. continuação...

#	datas de amostragem (março de 1990)																		TP	dias a partir do início	
	7 1	8 2	9 3	10 4	11 5	12 6	13 7	14 8	15 9	16 10	17 11	18 12	19 13	20 14	21 15	22 16	23 17	24 18		POS	IMA
55	-	-	-	-	-	-	C	R	P	P	P	P	P	P	R	R	U	-	11	7,17	12
56	-	-	-	-	-	C	P	U	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	6,8	7
57	-	-	-	-	-	C	P	P	R	R	P	R	P	U	-	-	-	-	9	6,14	12
58	-	-	-	-	-	-	-	-	C	P	P	P	P	R	P	U	-	-	8	9,16	12
60	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	1	12,12	7
61	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	1	10,10	7
62	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	1	16,16	7
64	-	-	-	-	-	-	-	C	P	P	P	P	P	P	P	U	-	-	9	8,16	7
65	-	-	-	-	-	-	-	-	C	R	P	P	P	R	P	P	P	U	10	9,18	12
66	-	-	-	-	-	-	-	-	-	C	P	P	P	P	R	P	P	U	9	10,18	12
67	-	-	-	-	-	-	-	-	C	P	P	P	P	U	-	-	-	-	6	9,14	7
68	-	-	-	-	-	-	-	-	C	P	P	U	-	-	-	-	-	-	4	9,12	7
69	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	1	12,12	7
70	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	1	17,17	7
71	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	1	10,10	2
72	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	C	U	-	2	16,17	7
73	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	C	P	P	R	P	P	U	7	12,18	7
74	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	C	P	P	U	4	15,18	7
76	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	C	P	U	-	3	15,17	7
77	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	1	14,14	2
78	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	C	R	R	P	U	5	14,18	7
79	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	1	12,12	2
80	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	1	14,14	2
81	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	1	14,14	2
82	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	1	18,18	7
83	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	1	17,17	7
84	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	C	R	R	P	U	5	14,18	7
85	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	C	R	R	U	4	15,18	7
86	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	1	17,17	2
88	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	1	16,16	2
90	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	1	18,18	7
92	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	C	P	R	U	4	15,18	7
94	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	1	18,18	7
95	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	1	15,15	2
96	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	1	16,16	2
98	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	C	U	-	2	16,17	2

As estatísticas diretas, derivadas desta matriz, foram tabeladas (Tabela 5.2), indicando os totais por amostra, mas devido às características de cada um dos métodos, ainda serão tratadas nas seções pertinentes. O total coletado em todas amostras foi de 77 indivíduos sendo que 43 foram recapturados pelo menos uma vez (55,8% de recapturas). O total de indivíduos manuseados em todas as amostras foi de 160, o total recapturado em todas amostras de 83 (51,9% de recapturas) e os indivíduos puderam ser recapturados no máximo até 4 vezes.

Para alguns métodos, as amostras foram agrupadas em classes de 3 dias, reduzindo assim, o número delas de 15 para 6. Em todos os casos, as idades foram agrupadas nas mesmas classes indicadas na população-modelo MATEST. Para facilitar o acompanhamento, cada indivíduo tem sempre o mesmo número quer seja na população-modelo, quer seja na simulação.

Com os dados das fichas de campo, foi também possível descobrir o tempo de permanência de cada indivíduo na população (Tabela 5.3).

**Tabela 5.2.**

Estatísticas básicas derivadas da matriz de campo (Figura 36). As linhas hachuradas são as datas sem coletas. Códigos segundo a Tabela 3. (-) caráter de preenchimento, antes de 1 (se existir) e depois de 4 ou 5, se existir; (C) indivíduo capturado pela primeira vez; (P) indivíduo presente (por que foi recapturado posteriormente) mas não coletado na amostra; (R) recaptura intermediária; (U) recaptura final; (X) indivíduo coletado uma única vez; (TOTAL) total coletado na amostra incluindo as recapturas; (% P) porcentagem de marcados à risco em relação ao total; (NMP) número mínimo presente na população (igual ao total + marcados à risco).

#	datas	C	P	% P	R	U	X	TOTAL	NMP
1	7-III	7	0	0,00	0	0	3	10	10
2	8-III	4	5	33,33	2	0	4	10	15
3	9-III	6	9	45,00	1	1	3	11	20
4	10-III	1	10	50,00	4	2	3	10	20
-	11-III	-	15	-	-	-	-	-	-
5	12-III	6	9	40,91	4	2	1	13	22
6	13-III	3	11	50,00	3	5	0	11	22
7	14-III	2	10	52,63	3	4	0	9	19
8	15-III	4	8	40,00	3	4	1	12	20
9	16-III	1	9	47,37	5	1	3	10	19
-	17-III	-	15	-	-	-	-	-	-
10	18-III	1	8	44,44	2	5	2	10	18
-	19-III	-	12	-	-	-	-	-	-
11	20-III	2	5	29,42	2	4	4	12	17
12	21-III	4	3	21,43	5	1	1	11	14
13	22-III	2	6	35,29	4	2	3	11	17
14	23-III	0	6	40,00	2	4	3	9	15
15	24-III	0	0	0,00	0	8	3	11	11

**Tabela 5.3.**

Tempo de permanência, em dias, nas amostras da simulação SIMU1.

TP	AMOSTRAS														
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
1	10	8	9	4	7	3	2	5	4	3	6	5	5	3	3
2	0	7	4	6	0	6	3	2	4	0	0	2	4	2	0
3	0	0	7	4	1	0	5	2	2	1	1	0	2	4	0
4	0	0	0	6	6	1	0	3	2	4	0	1	0	2	3
5	0	0	0	0	4	5	1	0	2	2	1	0	1	0	2
6	0	0	0	0	4	4	3	0	0	2	3	1	0	1	0
7	0	0	0	0	0	3	3	3	0	2	2	2	1	0	1
8	0	0	0	0	0	0	2	3	3	0	2	1	2	1	0
9	0	0	0	0	0	0	0	2	1	0	2	2	1	1	1
10	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	0	0	1	0	1
11	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0
12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0

Usando a estimativa de idade (Tabela 5.4) pelo valor da IMA na última captura, de cada indivíduo coletado, foi possível construir a estrutura etária da população. Por exemplo, o indivíduo # 51, foi coletado pela última vez no dia 20-III-90, com idade 3, ou seja uma IMA de pelo menos 12 dias. Admitindo esta idade máxima e regredindo para a data da primeira captura, dia 12-III-90, quando estava com um IMA de 6 dias, foi possível concluir que ele esteve presente na população, pelo menos entre 10 e 20 de março, portanto, antes da primeira captura.

Tabela 5.4.

Matriz de idades obtida regredindo-se o valor da IMA da última captura para o passado. Os valores em negrito indicam que a idade admitida na primeira captura estava antes do valor 1 na regressão temporal. Nestes casos, fez-se uma progressão no sentido contrário, admitindo-se essa data como 1. As colunas hachuradas indicam datas onde não houveram coletas.

	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	📅 dias a partir do início
#	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	IMA
1	11	12	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	12
3	12	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	12
7	10	11	12	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	12
8	11	12	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	12
9	12	13	14	15	16	17	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	17
12	9	10	11	12	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	12
13	9	10	11	12	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	12
15	10	11	12	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	12
16	7	8	9	10	11	12	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	12
17	6	7	8	9	10	11	12	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	12
18	5	6	7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	7
21	6	7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	7
22	6	7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	7
23	7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	7
24	6	7	8	9	10	11	12	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	12
26	4	5	6	7	8	9	10	11	12	-	-	-	-	-	-	-	-	-	12
27	4	5	6	7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	7
28	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	-	-	-	-	-	-	-	-	12
29	1	2	3	4	5	6	7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	7
30	5	6	7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	7
31	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2
32	-	1	2	3	4	5	6	7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	7
33	1	2	3	4	5	6	7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	7
34	-	1	2	3	4	5	6	7	8	-	-	-	-	-	-	-	-	-	7
35	4	5	6	7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	7
36	-	1	2	3	4	5	6	7	8	-	-	-	-	-	-	-	-	-	7
37	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	-	-	-	-	-	-	12
38	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	-	-	-	-	-	-	12
39	6	7	8	9	10	11	12	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	12
40	2	3	4	5	6	7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	7
42	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	-	-	-	-	-	-	12
43	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	-	-	-	-	-	-	12
44	-	-	1	2	3	4	5	6	7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	7
45	-	-	1	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2
46	4	5	6	7	8	9	10	11	12	-	-	-	-	-	-	-	-	-	12
47	-	1	2	3	4	5	6	7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	7
48	-	-	-	1	2	3	4	5	6	7	-	-	-	-	-	-	-	-	7
49	-	-	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	-	-	-	-	12
50	-	-	-	-	-	5	6	7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	7
51	-	-	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	-	-	-	-	12
54	-	-	-	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	-	-	-	12
55	-	-	-	-	-	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	-	12
56	-	1	2	3	4	5	6	7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	7
57	-	-	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	-	-	-	-	12
58	-	-	-	-	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	-	-	12
60	-	-	-	-	-	1	2	3	4	5	6	7	-	-	-	-	-	-	7
61	-	-	-	1	2	3	4	5	6	7	-	-	-	-	-	-	-	-	7
62	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2	3	4	5	6	7	-	-	7
64	-	-	-	-	-	-	-	1	2	3	4	5	6	7	8	9	-	-	7
65	-	-	-	-	-	-	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	12
66	-	-	-	-	-	-	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	12
67	-	-	-	-	-	-	2	2	3	4	5	6	7	-	-	-	-	-	7
68	-	-	-	-	-	1	2	3	4	5	6	7	-	-	-	-	-	-	7
69	-	-	-	-	-	1	2	3	4	5	6	7	-	-	-	-	-	-	7
70	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2	3	4	5	6	7	-	7



Tabela 5.4. continuação...

	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	📅 dias a partir do início
#	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	IMA
71	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2	-	-	-	-	-	-	-	-	2
72	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2	3	4	5	6	7	-	7
73	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2	3	4	5	6	7	7
74	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2	3	4	5	6	7	7
76	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2	3	4	5	6	7	-	7
77	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2	-	-	-	-	2
78	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2	3	4	5	6	7	7
79	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2	-	-	-	-	2
80	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2	-	-	-	-	2
81	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2	-	-	-	-	2
82	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2	3	4	5	6	7	7
83	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2	3	4	5	6	7	-	7
84	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2	3	4	5	6	7	7
85	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2	3	4	5	6	7	7
86	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2	-	2
88	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2	-	-	2
90	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2	3	4	5	6	7	7
92	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2	3	4	5	6	7	7
94	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2	3	4	5	6	7	7
95	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2	-	-	-	2
96	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2	-	-	2
98	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2	-	2

Está nova matriz, permitiu uma melhor visualização do número de indivíduos marcados à risco na população, mesmo nos dias onde não houve coletas (Tabela 5.5). No dia 11 de março, por exemplo, pelo menos 27 indivíduos estavam presentes na população. Verifique que o número mínimo presente corrigido pelas idades (NMPI) foi sempre maior que o número mínimo presente (NMP).

**Tabela 5.5.**  
Número mínimo presente corrigido pela idade (NMPI) em comparação com o número mínimo presente (NMP), sem esta correção.

#	datas	C	P	TOTAL	NMP	NMPI
1	7-III	7	0	10	10	30
2	8-III	4	5	10	15	32
3	9-III	6	9	11	20	33
4	10-III	1	10	10	20	32
	11-III	0	15	0	0	28
5	12-III	6	9	13	22	33
6	13-III	3	11	11	22	32
7	14-III	2	10	9	19	29
8	15-III	4	8	12	20	26
9	16-III	1	9	10	19	22
	17-III	0	15	0	0	22
10	18-III	1	8	10	18	31
	19-III	0	12	0	0	28
11	20-III	2	5	12	17	29
12	21-III	4	3	11	14	23
13	22-III	2	6	11	17	23
14	23-III	0	6	9	15	18
15	24-III	0	0	11	11	11

O número de indivíduos ainda não marcados, coletados em cada amostra, foi aproximadamente constante e o total cumulativo (Figura 5.2) não tendeu a estabilização, indicando um ganho contínuo de novos indivíduos no período de amostragem.

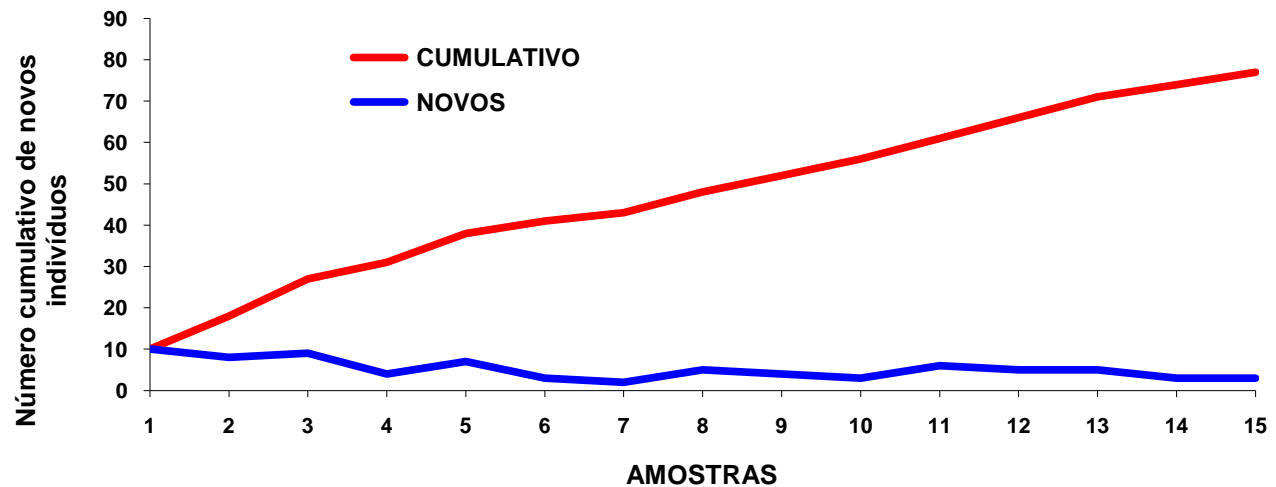


Figura 5.2.

Gráfico do número cumulativo do número de indivíduos não marcados em cada amostra.

A média aritmética do tempo de permanência foi de 3,9 dias e a média geométrica de 2,6 dias o que corresponde respectivamente à taxas de permanência ("sobrevivência") de 0,74 e 0,61.

As fichas de campo permitiram também, construir a matriz de pontos de recaptura (Tabela 5.6) onde estão indicados os pontos onde cada indivíduo foi coletado.

Tabela 5.6.

Matriz de pontos de recaptura para análise de deslocamento e área de vida dos dados da simulação SIMEST. (A, B, C, D, E) pontos de coleta; (TOT) total de indivíduos; (AV) área de vida em m<sup>2</sup>.

#	A	B	C	D	E	TOT	AV
1	X	-	-	-	-	1	-
3	X	-	-	-	-	1	-
7	-	-	-	X	-	1	-
8	X	-	-	-	-	1	-
9	X	-	-	-	-	1	-
12	X	-	X	-	-	2	490
13	-	-	X	-	-	1	-
15	-	-	X	-	-	1	-
16	X	X	X	-	-	3	490
17	X	-	X	-	X	3	1250
18	-	-	X	-	X	2	760
21	-	-	X	-	-	1	-
22	-	-	-	X	-	1	-
23	-	-	X	-	-	1	-
24	-	-	-	-	X	1	-
26	-	-	-	X	X	2	550
27	X	-	-	X	-	2	700
28	X	-	-	-	X	2	1250
29	-	X	-	X	X	3	1020
30	X	-	-	-	-	1	-
31	-	-	-	X	-	1	-
32	-	X	-	-	X	2	1020
33	-	X	-	X	-	2	470
34	-	-	-	X	X	2	550
35	-	-	-	X	X	2	550

**Tabela 5.6.** continuação...

#	A	B	C	D	E	TOT	AV
36	-	-	X	-	X	2	760
37	X	X	X	-	X	4	1250
38	-	-	X	X	-	2	210
39	X	-	-	-	-	1	-
40	X	-	X	-	-	2	490
42	X	-	X	-	X	3	1250
43	X	-	-	X	-	2	700
44	-	-	-	X	-	1	-
45	-	-	-	-	X	1	-
46	-	-	-	X	-	1	-
47	-	-	X	X	-	2	210
48	X	-	-	-	-	1	-
49	-	-	-	X	-	1	-
50	-	X	X	X	-	3	470
51	X	X	X	X	-	4	700
54	X	-	X	-	-	2	490
55	-	X	X	-	X	3	1020
56	-	-	X	-	X	2	760
57	-	X	X	X	X	4	1020
58	-	X	X	-	-	2	260
60	X	-	-	-	-	1	-
61	-	-	X	-	-	1	-
62	-	X	-	-	-	1	-
64	-	X	X	-	-	2	260
65	X	-	X	-	X	3	1250
66	-	-	X	-	X	2	760
67	X	-	X	-	-	2	490
68	X	-	-	-	-	1	-
69	X	-	-	-	-	1	-
70	-	-	-	X	-	1	-
71	-	-	-	-	X	1	-
72	-	X	X	-	-	2	260
73	X	-	-	X	X	3	1250
74	-	-	-	X	-	1	-
76	X	-	X	X	X	4	1250
77	-	-	X	-	-	1	-
78	X	X	-	X	-	3	700
79	X	-	-	-	-	1	-
80	-	X	-	-	-	1	-
81	X	-	-	-	-	1	-
82	-	-	-	X	-	1	-
83	-	-	X	-	-	1	-
84	X	-	X	-	X	3	1250
85	X	X	X	-	X	4	1250
86	X	-	-	-	-	1	-
88	-	-	X	-	-	1	-
#	A	B	C	D	E	TOT	AV
90	-	X	-	-	-	1	-
92	X	-	-	-	X	2	1250
94	X	-	-	-	-	1	-
95	-	-	-	-	X	1	-
96	X	-	X	-	-	2	260
98	X	-	X	-	X	3	1250
Σ ⇔	35	17	35	24	26	MEDIA ⇔	779,5

O movimento individual, em linha reta, pode ser conhecido pelos dados de pelo menos dois pontos de captura-recaptura e foi representado em tabelas (Tabela 5.7) ou gráficos de deslocamento (Figura 5.3).

Tabela 5.7.

Deslocamento máximo (m) em linha reta de 39 indivíduos recapturados em pelo menos dois pontos diferentes na simulação, considerando apenas os dois pontos mais distantes.

classe de deslocamento	freqüência
0 - 50 m	2
51 - 100 m	1
101 - 150 m	7
151 - 200 m	4
201 - 250 m	15

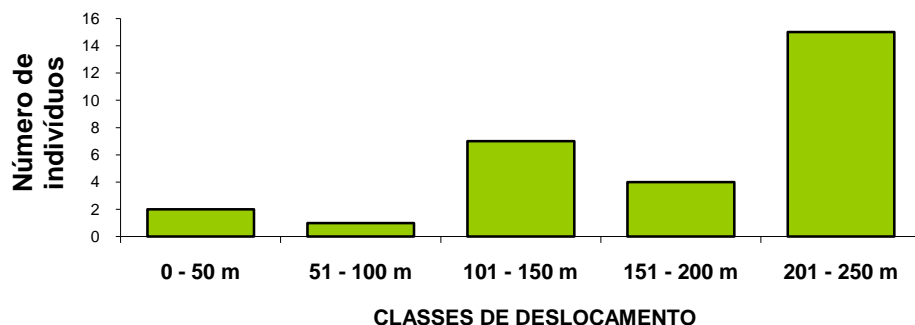


Figura 5.3.

Gráfico do deslocamento máximo (m) em linha reta dos 39 indivíduos recapturados em pelo menos dois pontos na simulação. Dados da Tabela 42.

O mapa abaixo (Figura 5.4) representa 5 pontos de captura-recaptura dos indivíduos da população sob simulação. Na determinação da área só são considerados os pontos A, B, C, D e E, pois neste caso, a espécie estudada é típica de borda e não sai das áreas abertas da estrada, indicadas pela linha mais grossa. Neste caso, a área de vida não será a formada pelos triângulos, pois os indivíduos não têm capacidade de penetrar na floresta existente entre eles (área amarela), e sim pela área formada pelo produto do comprimento do transeto por sua largura média. Assim, chega-se a uma área total de  $250 \text{ m} \times 5 \text{ m} = 1.250 \text{ m}^2$ .

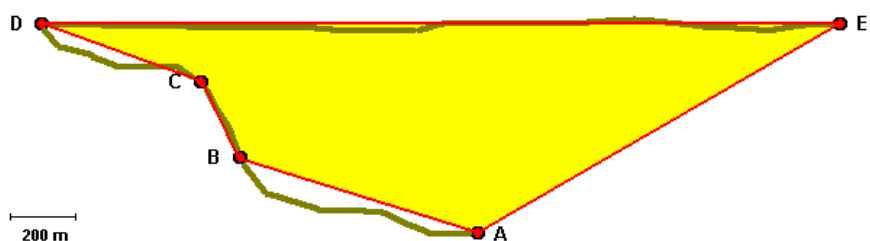


Figura 5.4.

Os 5 pontos de coleta da população-modelo, na simulação SIMU1. Embora a área formada pelos 5 pontos (área amarela) seja de aproximadamente  $7.106 \text{ m}^2$ , a área que importa é a formada pelo comprimento da estrada (linha marrom mais grossa) multiplicado por sua largura o que dá uma área de  $1.250 \text{ m}^2$ .

Com as áreas de vida conhecidas de vários indivíduos, pode-se trabalhar com o valores médios. É importante que os sexos dos indivíduos sejam conhecidos, pois em muitos grupos de insetos, os machos e fêmeas têm áreas de vida muito diferentes. Na população MATEST, a área de vida média, baseada na recaptura de 39 indivíduos foi de  $779,5 \text{ m}^2$  ( $s = 362,88 \text{ m}^2$ ). Destes 39 indivíduos, 11 tiveram área de vida máxima de  $1250 \text{ m}^2$ .

## 5.2. SIMULAÇÃO SIMCON

Nesta simulação, fizeram-se coletas em todas as datas, sem a perda de nenhum indivíduo no processo. O esforço amostral ficou em torno de 40% incluindo as recapturas. A matriz de campo (Tabela 5.8) está aqui apresentada em uma forma menos didática, mas mais compacta. As estatísticas derivadas da matriz estão na Tabela 5.9.

```

CPRPPRRPRRRPRRPPRRRPRRRU
CRPPRRPRRPPPPRRRPRRPPU--
--CPRPPRRPRRPPRRPPPPU--
-CPRRRPRRPPPPPPPPRRPU--
---CRPPRRPRRPRRPPRRRPRPU-
--CPPPPPPRRPPPPRRRPPPU-
CPRPPRRRPRRPPPPU-----
CRRRRPRRPPPPRRRRRPPRPU-
CRPPPPPPPPPPPPPPRRPPRPU-
--CPRPPRRPRRPPRRRPPPPPU
CPRRRPRRPPPPPPPPRRPPU--
---CPRPPRRRRRRRPPRRPRU
CRPPPPPPPPPPRRRPPRRPRU
--CPRPPPPPPRRRPPRRPRPU
---CPRU-----
CRPPPPPPRRRPRRPPRRPPU-
-CRRRRPRRPPPPRRRPPRRPU
CPRRRRRPRRPPPPPU-----
-CPRRRPPRRPPPPPPU-----
--CPRRRPRRRRPPRRPPRRPU
-CPPPPRRPRRPPPPPPPPPRPU
-CPPRRPRRPPPPPPPPPPRRPU
--CPPPPRRPRRPPPPRRRRRPPU
CPRPPRRPRRPPRRPRRPU----
-----CPRPPPPPPPPU-----

```

**Tabela 5.8.**

Matriz SIMCON, resultado da simulação sobre a matriz modelo MATCON, com um esforço de coleta de 40%.

**Tabela 5.9.**

Resultados da simulação SIMCON sobre a população-modelo MATCON, mostrando as estatísticas básicas derivadas da matriz de campo (Tabela 24). Códigos segundo a Tabela 3. (-) caráter de preenchimento, antes de 1 (se existir) e depois de 4 ou 5, se existir; (C) indivíduo capturado pela primeira vez; (P) indivíduo presente (por que foi recapturado posteriormente) mas não coletado na amostra; (R) recaptura intermediária; (U) recaptura final; (X) indivíduo coletado uma única vez; (TOTAL) total coletado na amostra incluindo as recapturas; (% P) porcentagem de marcados à risco em relação ao total; (NMP) número mínimo presente na população (igual ao total + marcados à risco).

#	datas	C	P	% P	R	U	X	TOTAL	NMP
1	10-ABR	10	0	0,00	0	0	0	10	10
2	11-ABR	5	5	33,33	5	0	0	10	15
3	12-ABR	6	11	52,38	4	0	0	10	21
4	13-ABR	3	13	54,17	8	0	0	11	24
5	14-ABR	0	15	62,50	9	0	0	9	24
6	15-ABR	0	14	58,33	10	0	0	10	24
7	16-ABR	1	13	52,00	10	1	0	12	25
8	17-ABR	0	15	62,50	9	0	0	9	24
9	18-ABR	0	15	62,50	9	0	0	9	24
10	19-ABR	0	12	50,00	12	0	0	12	24
11	20-ABR	0	15	62,50	9	0	0	9	24
12	21-ABR	0	14	58,33	10	0	0	10	24
13	22-ABR	0	15	62,50	9	0	0	9	24
14	23-ABR	0	14	58,33	10	0	0	10	24
15	24-ABR	0	16	66,67	8	0	0	8	24
16	25-ABR	0	14	58,33	10	0	0	10	24
17	26-ABR	0	16	66,67	8	0	0	8	24
18	27-ABR	0	13	54,17	10	1	0	11	24
19	28-ABR	0	14	60,86	8	1	0	9	23
20	29-ABR	0	11	50,00	9	2	0	11	22
21	30-ABR	0	12	60,00	7	1	0	8	20
22	1-MAI	0	10	52,63	9	0	0	9	19
23	2-MAI	0	10	52,63	5	4	0	9	19
24	3-MAI	0	5	33,33	5	5	0	10	15
25	4-MAI	0	0	0,00	0	10	0	10	10

O total coletado em todas amostras foi de 25 indivíduos, ou seja, toda a população foi amostrada. O total manuseado em todas amostras foi de 243 indivíduos e o total recapturado de 218 o que corresponde a 89,7% de recapturas. O indivíduo com o maior número de recapturas foi capturado 14 vezes. Como na simulação anterior, as amostras foram agrupadas em intervalos de 5 dias para a aplicação de alguns testes. As idades foram agrupadas nas 5 classes indicadas na população-modelo MATCON.

O tempo de permanência de cada indivíduo na população variou entre 1 e 25 dias (Tabela 5.10). A matriz de idades (Tabela 5.11) permitiu conhecer o número mínimo presente corrigido pela idade (NMPI)(Tabela 5.12).

**Tabela 5.10.**  
Tempo de permanência, em dias, nas amostras da simulação SIMCON.

TP amostra	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25
1	1	5	7	9	2	8	9	6	6	8	5	6	5	3	3	7	2	7	4	5	5	8	3	3	0
2	0	5	1	0	5	0	1	3	2	4	4	3	2	4	2	2	4	1	3	1	1	0	2	1	0
3	0	0	2	1	0	2	0	0	1	0	0	1	1	1	2	0	1	1	0	3	0	0	0	1	0
4	0	0	0	1	1	0	2	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0
5	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0
6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
11	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
14	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
15	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
16	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
17	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
18	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
19	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0
20	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
21	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0
22	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1
23	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	4
24	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	3
25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2

**Tabela 5.11.**

Matriz de idades, obtida regredindo-se o valor da IMA da última captura para o passado. Os valores em negrito indicam que a idade admitida na primeira captura estava antes do valor 1 na regressão temporal. Nestes casos, fez-se uma progressão no sentido contrário, admitindo-se essa data como 1.

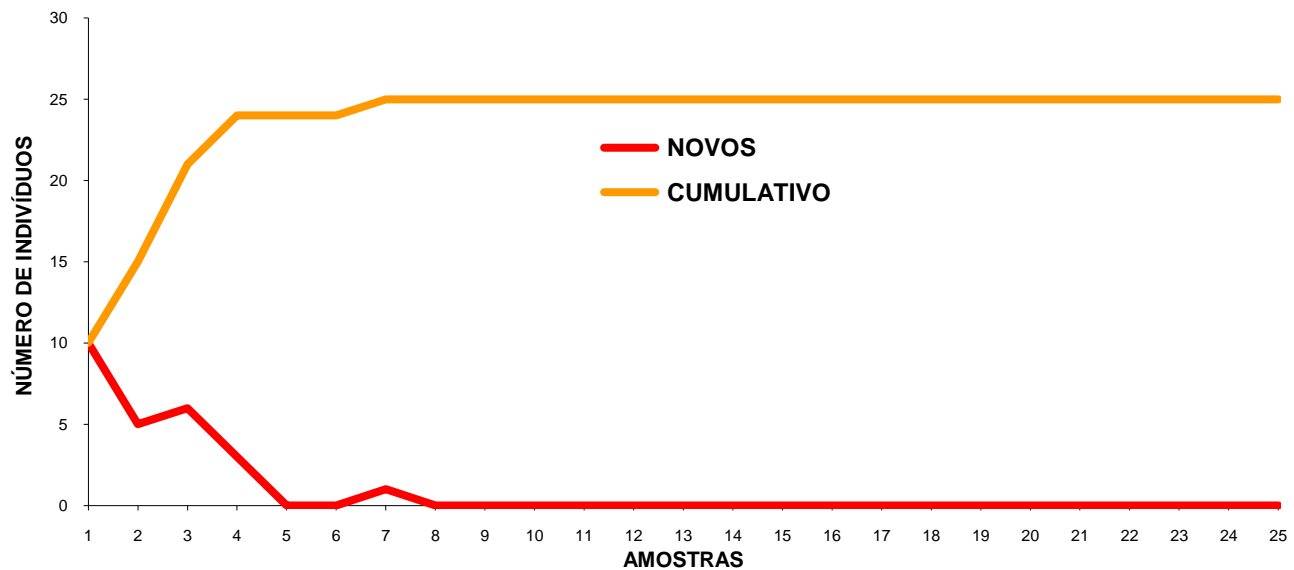
datas ↗ # ↓	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	1	2	3	4
1	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30
2	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	0	0
3	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	0	0
4	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
5	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	0
6	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	0
7	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	0	0	0	0	0	0	0
8	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	0
9	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	0
10	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45
11	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80	81	82	83	84	85	86	87	88	89	90	0	0
12	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45
13	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45
14	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45
15	84	85	86	87	88	89	90	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
16	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	0
17	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45
18	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	0	0	0	0	0	0
19	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	0	0	0	0	0
20	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55
21	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70
22	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75
23	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80
24	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	0	0	0	0
25	0	0	0	0	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	0	0	0	0	0
	23	23	23	23	24	24	23	24	24	24	24	24	24	24	24	24	24	24	23	22	20	19	19	16	11

**Tabela 5.12.**

Número mínimo presente corrigido pela idade (NMPI) em comparação com o número mínimo presente (NMP), sem esta correção.

#	datas	C	P	TOTAL	NMP	NMPI
1	10-ABR	10	0	10	10	23
2	11-ABR	5	5	10	15	23
3	12-ABR	6	11	10	21	23
4	13-ABR	3	13	11	24	23
5	14-ABR	0	15	9	24	24
6	15-ABR	0	14	10	24	24
7	16-ABR	1	13	12	25	23
8	17-ABR	0	15	9	24	24
9	18-ABR	0	15	9	24	24
10	19-ABR	0	12	12	24	24
11	20-ABR	0	15	9	24	24
12	21-ABR	0	14	10	24	24
13	22-ABR	0	15	9	24	24
14	23-ABR	0	14	10	24	24
15	24-ABR	0	16	8	24	24
16	25-ABR	0	14	10	24	24
17	26-ABR	0	16	8	24	24
18	27-ABR	0	13	11	24	24
19	28-ABR	0	14	9	23	23
20	29-ABR	0	11	11	22	22
21	30-ABR	0	12	8	20	20
22	1-MAI	0	10	9	19	19
23	2-MAI	0	10	9	19	19
24	3-MAI	0	5	10	15	16
25	4-MAI	0	0	10	10	11
13						

O gráfico do número cumulativo de indivíduos não marcados (Figura 5.5), mostrou claramente que esse valor tendeu a se estabilizar a partir da amostra 8 devido à estabilidade no tamanho populacional.



**Figura 5.5.**

Gráfico do número cumulativo do número de indivíduos não marcados em cada amostra.

A área de vida pode ser determinada pelo posicionamento das recapturas nos 9 pontos de coleta (Tabela 5.13 e Figura 5.6). Os dados de campo permitiram a construção da matriz de recapturas (Tabela 5.14) para o cálculo das áreas de vida dos 25 indivíduos cuja média foi de 4.480,9 m<sup>2</sup> (s = 2.128,42).

**Tabela 5.13.**

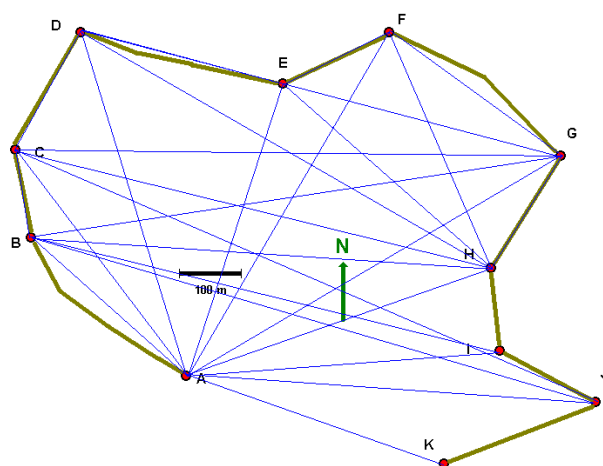
Dados numéricos dos triângulos formados na área de estudo para cálculo das áreas de vida.

# triângulo	triângulo	ângulo (°)	lado 1 (m)	lado 2 (m)	área (m <sup>2</sup> )
1	AIH	120	40	45	779,4
2	AHB	62	60	73	1933,7
3	AHB	41	60	92	1810,7
4	AHD	25	73	92	1419,1
5	DGH	120	37	46	737,0
6	DFG	76	34	40	659,8
7	DFE	65	42	42	799,4
área total ⇒					8.139,1



**Tabela 5.14.**  
Matriz de recapturas.

# indivíduo	TRIÂNGULO							ÁREA TOTAL (m²)
	1	2	3	4	5	6	7	
1	X	X	X	-	X	X	-	5920,6
2	X	X	-	X	X	X	X	6328,4
3	X	X	-	X	-	-	-	4132,2
4	X	X	X	X	X	X	X	8139,1
5	X	X	X	X	X	X	X	8139,1
6	X	X	X	-	-	-	-	4523,8
7	-	-	-	X	X	X	X	3615,3
8	X	-	X	-	-	-	X	3389,5
9	X	X	-	-	-	-	-	2713,1
10	-	-	X	X	X	X	-	4626,6
11					X	X	-	1396,8
12	X	X	X	-	X	X	-	5920,6
13	X	X	X	X	X	X	X	8139,1
14	X	-	-	X	-	X	X	3647,7
15	-	X	X	-	-	X	X	5203,6
16	-	X	X	-	-	-	-	3744,4
17	-	-	X	X	-	-	-	3229,8
18	-	-	-	X	X	-	-	2156,1
19	-	-	-	-	X	X	-	1396,8
20	-	-	-	-	X	X	-	1396,8
21	X	X	X	X	-	X	X	7402,1
22	X	-	-	-	-	-	X	1578,8
23	X	X	X	-	-	-	-	4523,8
24	-	-	X	X	X	X	X	5426,0
25	X	X	X	-	-	-	X	5323,2



**Figura 5.6.**  
Mapa da área de vida da população MATCON.

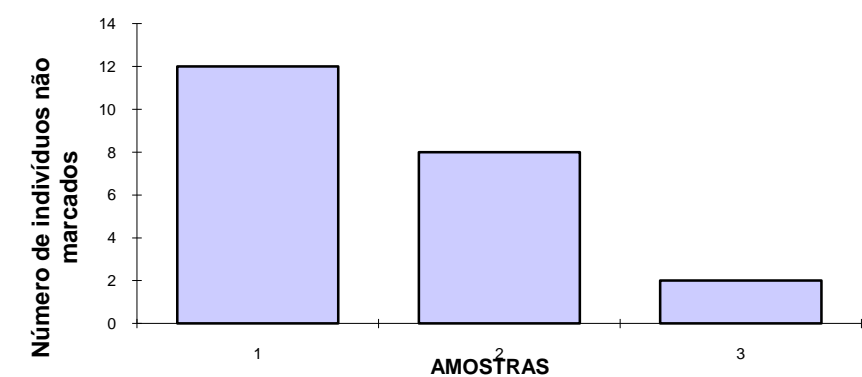
### 5.3. SIMULAÇÃO SIMDIA

Esta simulação também foi feita sobre a população MATCON só que em um único dia. Escolheu-se o dia 10 de abril, o primeiro dia de amostragens, para se fazer uma amostragem tripla, com um esforço de aproximadamente 50% em cada uma. As três foram feitas em um intervalo de tempo igual, de 1 hora.

Os resultados (Tabela 5.15) indicam que o número de indivíduos coletados e não marcados foi decrescendo da primeira para a segunda amostra e da segunda para a terceira (Figura 5.7).

**Tabela 5.15.**  
Número dos indivíduos coletados nas três amostras do dia 10 de abril na simulação SIMDIA sobre a população MATCON. Os números sublinhados indicam recapturas.

horário	número dos indivíduos											
0930 -1030	14	6	8	9	18	12	24	10	1	3	15	23
1130 - 1230	19	25	11	<u>1</u>	17	13	<u>18</u>	<u>6</u>	20	16	<u>10</u>	2
1530 - 1630	10	<u>11</u>	<u>1</u>	<u>12</u>	22	<u>16</u>	<u>24</u>	<u>9</u>	4	<u>8</u>	<u>3</u>	<u>17</u>



**Figura 5.7.**  
Gráfico do número de novos indivíduos coletados nas três amostras do dia 10 de abril na simulação SIMDIA sobre a população MATCON.

**5.4. SIMULAÇÃO SIMVAR**

Nesta simulação, as coletas também foram feitas em todas as datas em que a população estava existindo, sendo que neste caso, o esforço amostral foi de 100%, ou seja, o número de indivíduos coletados a cada amostra correspondia ao total populacional existente.

Os dados de campo, foram colocados em uma matriz de campo, apresentada aqui na maneira mais abreviada possível (Tabela 5.16). O número após os dados de *status* individual representam o número de indivíduos que têm *status* igual. Por exemplo, na linha 1, está indicado que 2 indivíduos foram coletados na amostra 1, e recapturados nas amostras 2, 3 e 4.

**Tabela 5.16.**  
Matriz do status individual em cada amostra na simulação SIMVAR sobre a população-modelo MATVAR. Explicação no texto.

CRRU----	2
-CRRU---	3
-CRU----	1
-X-----	1
--CRRU--	5
--CRU---	1
--CU----	1
--X-----	1
---CRRU-	9
---CRU--	3
---CU---	3
---X----	2
----CRRU	3
----CRU-	2
----CU--	1
----X---	3
-----CRU	2
-----CU-	2
-----X--	3
-----CU	1
-----X-	1

As estatísticas derivadas da matriz estão na tabela 5.17. O total coletado em todas amostras foi de 50 indivíduos, ou seja, toda a população foi amostrada. O total manuseado em todas amostras foi de 142 indivíduos e o total recapturado de 92 o que corresponde a 39% de recapturas. O indivíduo com o maior número de recapturas foi capturado 3 vezes. Não se agruparam as amostras devido ao curto espaço de tempo da geração.

Tabela 5.17.

Estatísticas básicas resultantes da simulação SIMVAR sobre a população-modelo MATVAR e dados da Tabela 51. Códigos segundo a Tabela 3. (-) caráter de preenchimento, antes de C (se existir) e depois de U ou X, se existir; (C) indivíduo capturado pela primeira vez; (P) indivíduo presente (por que foi recapturado posteriormente) mas não coletado na amostra; (R) recaptura intermediária; (U) recaptura final; (X) indivíduo coletado uma única vez.

#	C	P	R	U	X	total coletado na amostra incluindo as recapturas	número mínimo presente na população (igual ao total + marcados à risco).
1	2	0	0	0	0	2	2
2	4	0	2	0	1	7	7
3	7	0	6	0	1	14	14
4	15	0	9	4	2	30	30
5	6	0	17	7	3	33	33
6	4	0	14	9	3	30	30
7	1	0	5	13	1	20	20
8	0	0	0	6	0	6	6

As matrizes de idades (ver tabela 4.19), de estrutura etária (ver tabela 4.22) e de tempo de permanência (ver tabela 4.23) são as mesmas da população-modelo, assumindo-se que a estimativa da idade individual foi perfeita.

O gráfico do número de novos indivíduos (não marcados) e do número cumulativo em cada amostra (Figura 5.8) mostra que a população não teve um tamanho constante durante o período amostral.

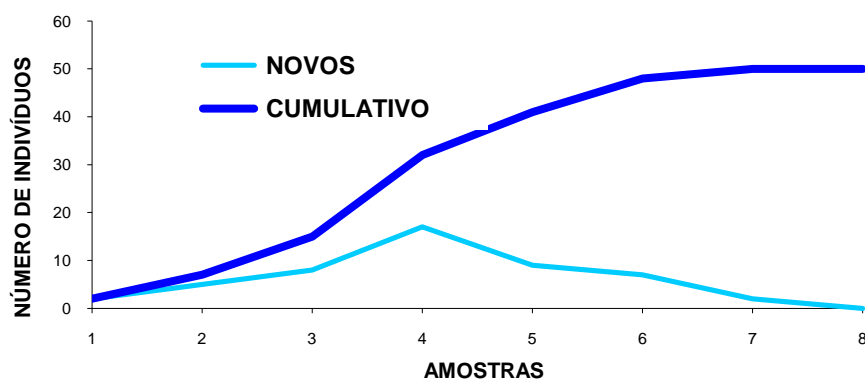


Figura 5.8.

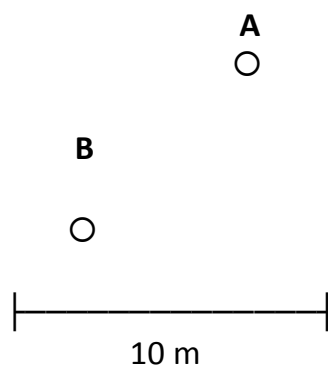
Gráfico do número cumulativo do número de indivíduos não marcados em cada amostra.

A área de vida foi estimada agrupando-se o número de indivíduos coletados nos 3 pontos ao longo do transecto de 50 m (Tabela 5.18; Figura 5.9). A área de vida média foi de 158,7 m<sup>2</sup> (epN = 9,10 m<sup>2</sup>; n = 40, t = 2,03 para 39 g.l.) com um intervalo de confiança de 95% entre 140,3 e 177,2 m<sup>2</sup>.

**Tabela 5.18.**

Áreas de vida dos indivíduos da população MATVAR, baseada no número de indivíduos coletados e recapturados nos 3 pontos de amostragem.

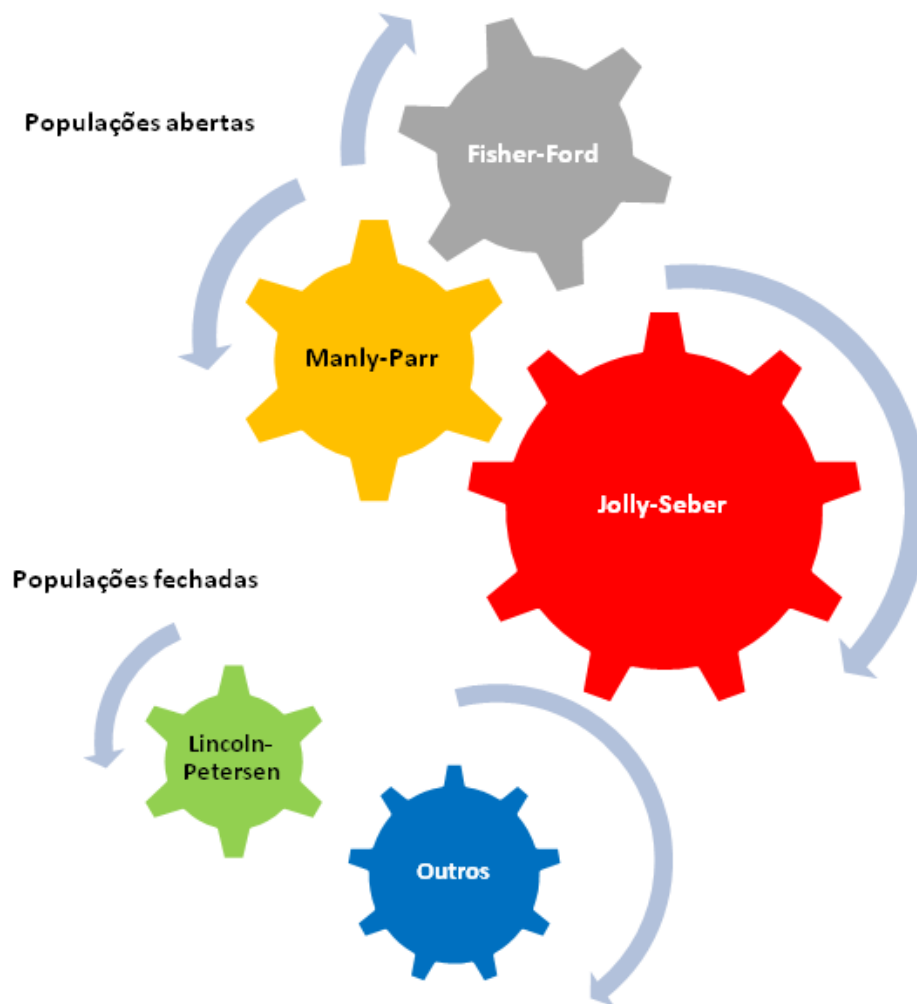
segmento	comprimento total (m)	área total (m <sup>2</sup> )	número de indivíduos
AB	30	150	17
BC	20	100	13
AC	50	250	10

**Figura 5.9.**

Mapa dos pontos de coleta ao longo do transeito de 50 m.

## Parte 6

# Métodos de CMLR



## 6.1. RETROSPECTIVA HISTÓRICA DOS MÉTODOS DE CMLR

Vários métodos de CMLR para a estimativa de parâmetros populacionais têm sido propostos desde o trabalho pioneiro de LAPLACE (1783, 1795), para estimar o tamanho da população da França baseado em dados de nascimentos de famílias de tamanho conhecido. Mais tarde PETERSEN (1896) e LINCOLN (1930), usaram métodos semelhantes para estimar o número total em populações de peixes e de patos, respectivamente. No entanto, LECREN (1965), atribui a DAHL (1917, 1919) o primeiro trabalho visando a estimativa de tamanho populacional de uma forma completa.

Posteriormente, JACKSON (1933, 1949, 1948) criou um método próprio para estimar o número de indivíduos em populações da mosca tsé-tsé *Glossina morsitans*. DOWDESWELL, FISHER & FORD (1940) fizeram uma modificação nos métodos de Lincoln-Petersen (LP) e de Jackson (JK), e que se baseava em múltiplas recapturas e na estimativa empírica da taxa média de sobrevivência diária (ver também FISHER & FORD, 1947; FORD, 1965). BAILEY (1951, 1952) e CHAPMAN (1952) também modificaram o método original de LP para múltiplas recapturas. PARR (1965); MANLY & PARR (1968), PARR, GASKELL & GEORGE (1968); MANLY (1969, 1970, 1971a, b, 1973, 1977, 1984), JOLLY (1965, 1982) e SEBER (1965, 1970, 1973, 1986) propuseram métodos estocásticos que chegaram mais perto na estimativa dos parâmetros populacionais, principalmente em populações abertas, ou seja, submetidas à recrutamento ou imigração e mortalidade ou emigração. Hoje esses métodos com algumas modificações, são conhecidos como de métodos de Jolly-Seber (JS) e de Manly-Parr (MP).

Com o aumento da facilidade de obtenção de microcomputadores, muitos dos métodos mais antigos, que eram laboriosos e por isso pouco usados, passaram a ser aplicados. Por outro lado, muitos foram abandonados por serem pouco eficientes. Centenas de artigos já foram escritos sobre a metodologia de CMLR quer seja a nível teórico, quer seja à nível de aplicação, e algumas revisões (Tabela 6.1) foram feitas e são indicadas por quem queira se aprofundar no assunto.

**Tabela 6.1.**  
Principais trabalhos de revisão dos métodos de CMLR publicados nos últimos 30 anos.

Autor (es) /ano	Observações
PARR, GASKELL & GEORGE (1968)	Artigo sobre os métodos de MP e JS, voltada para o ensino.
SHEPPARD & BISHOP (1973)	Artigo de revisão geral.
BEGON (1979)	Livro com revisão geral.
SOUTHWOOD (1980)	Livro com revisão geral.
BLOWER, COOK & BISHOP (1981)	Livro com revisão geral.
WHITE <i>et al.</i> (1982)	Livro com revisão geral do método de LP em populações “fechadas” de vertebrados, com um excelente histórico de todos os métodos.
SCOTT (1982)	Método para estimar o tamanho de populações de borboletas em rápido crescimento.
MANLY (1985)	Livro.
GALL (1985)	Artigo de revisão geral.
MONTGOMERY (1987)	Artigo sobre o método de LP para pequenos mamíferos.
POLLOCK <i>et al.</i> (1990)	Uma excelente revisão dando ênfase ao método de JS.
KREBS (1989)	Livro com os métodos mais importantes e uma discussão clara sobre os erros.

Devido à natureza intrínseca desses métodos, sua complexidade e a notação matemática utilizada, muitos desistem logo de cara em tentar entender o conteúdo das publicações teóricas sobre o assunto como, por exemplo, as de JOLLY (1965), POLLOCK (1975) ou SEBER (1965) sendo que o próximo passo é o de procurar textos mais leves, que nem sempre, abordam o assunto de maneira correta. Vários textos de ecologia geral citam os métodos de CMLR de passagem, geralmente com

exemplos, mas frequentemente de forma inadequada ou superficial (p. ex. MARGALEF, 1982) que acabam induzindo à aplicações espúrias dessa metodologia.

## 6.2. ESTIMADORES E DISTRIBUIÇÃO DA MÁXIMA PROBABILIDADE

Todos os métodos de CMLR são baseados em um modelo que considera a probabilidade de ocorrência de determinados eventos de tal forma, que mesmo amostragens aleatórias consecutivas, darão diferentes estimativas sobre o número total em uma população fechada. É por isso, que conhecer os erros associados às estimativas é essencial. Como o tamanho populacional é sempre desconhecido, o erro é a única maneira de se conhecer os limites de confiança à um nível de probabilidade dado.

Como os estimadores são funções de variáveis aleatórias que são as amostras, eles possuem distribuições de probabilidades (amostrais). Estimadores devem, por isso, ser derivados de modelos probabilísticos, para modelos estocásticos com propriedades adequadas (Tabela 6.2).

**Tabela 6.2.**  
Propriedades de um bom estimador.

1. Robustez para as premissas mais importantes e para o viés do modelo;
2. Uma variância mínima, ou seja, ser o mais preciso possível fazendo uso do máximo de informação fornecido pela amostra;
3. Uma distribuição normal para os tamanhos amostrais usualmente encontrados. Se não for normal, a distribuição deve ser conhecida;
4. Viés mínimo ou inexistente se as premissas forem obedecidas ou pelo menos o viés para amostras pequenas deve ser zero quando o tamanho amostral for grande.

Estas condições são muito complexas e interligadas e geralmente é muito difícil que todas sejam obedecidas. Entre outros fatores, a maior parte dos estimadores tem um viés para amostras pequenas, muitos não têm uma distribuição normal para tamanhos de população normalmente encontrados. A cobertura inadequada dos intervalos de confiança são devidas geralmente à não normalidade do modelo. No entanto, os estimadores são derivados pelo método de máxima probabilidade que garante que eles teriam uma variância mínima, pelo menos assintoticamente. Muitos dos métodos descritos na literatura são métodos *ad hoc* e suas propriedades não são conhecidas. Estas deficiências chamam a atenção para um bom desenho experimental, um trabalho de campo adequado e uma análise criteriosa dos dados.

Em quase todos os métodos de CMLR, a estimativa do tamanho populacional é feita usando-se o modelo mais ou menos intuitivo de bolas dentro de uma urna. A Figura 6.1 mostra uma urna com 100 bolas vermelhas que representam uma população fechada. Na amostra 1 (a1) são retiradas e marcadas 50 bolas com tinta azul e depois são retornadas à urna. Estas 50 bolas correspondem a 50% da população da urna ( $50 / 100 = 0,50$ ). A urna é agitada para misturar as bolas e procede-se à amostragem 2 (a2). Se a homogeneização foi bem feita e a amostragem é totalmente aleatória, esperar-se-ia que nesta amostragem posterior, fossem encontradas 50% de bolas marcadas. Por isso, se retirarmos na amostragem 2, 10 bolas das quais 5 (50%) haviam sido marcadas (r2) na amostragem 1, poderemos concluir que na urna haviam realmente 100 bolas. Intuitivamente concluímos que se

tínhamos 50/100 deveríamos ter 5/10, ou seja, a mesma proporção. Logo, a estimativa do total de bolas na urna pode ser obtida pela equação 6.1.

$$\hat{N}_1 = (a_1 * a_2) / r_2 \quad \text{[Eq. 6.1]}$$

O circunflexo sobre a letra N indica que essa variável é uma estimativa. Eventualmente utiliza-se um ~ ou um \* para distinguir estimativas obtidas de maneiras diferentes do mesmo parâmetro.

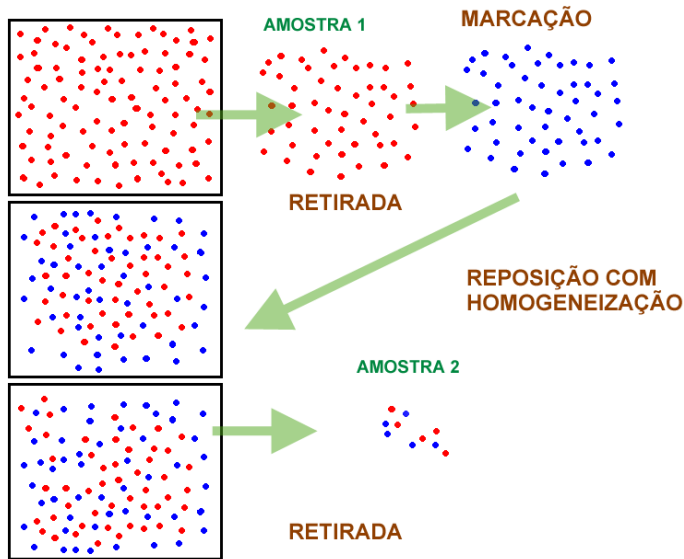


Figura 6.1.

Urnas com 100 bolas usadas para exemplificar como são feitas as estimativas do tamanho populacional em populações de insetos.

O problema é que em uma amostragem deste tipo, se coletamos 10 indivíduos de uma população já marcada anteriormente, poderemos obter desde 10 indivíduos marcados até nenhum indivíduo marcado. No exemplo acima, a probabilidade de se coletar um indivíduo marcado seria de 0,50 e as probabilidades de se coletar 2, 3,...,10, seria dada pela distribuição binomial (eq. 6.2).

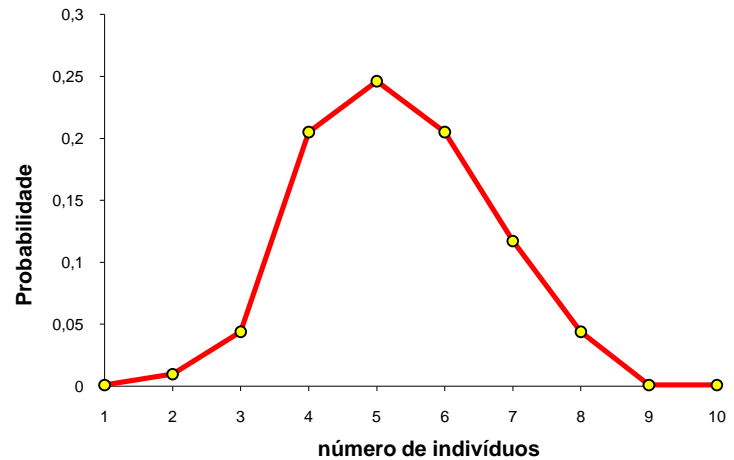
$$\frac{n!}{(m! * (n - m)!)} * (p^m * (q^{(n - m)})) \quad \text{[Eq. 6.2]} \quad \text{para } p + q = 1$$

No nosso exemplo, as probabilidades de se retirar 10 bolas com variação entre nenhuma e 10 marcadas podem ser vistas na figura 6.2.



Figura 6.2.

Gráfico das probabilidades de se coletar 10 indivíduos (entre 0 e 10 marcados) em uma população de 100 indivíduos onde 50 já haviam sido marcados previamente.



Como esta expressão não pode ser avaliada para dar uma probabilidade de um número particular de marcas, porque não conhecemos a razão  $a_1/N$  ela é chamada de função de máxima probabilidade que é distinta da função de probabilidades para os quais  $a_1/N$  ou equivalentes podem ser dados. Com valores muito pequenos ou muito grandes da razão  $a_1/N$  as probabilidades são muito pequenas, com os valores maiores sendo intermediários. Assim, dados os valores de  $a_1$ ,  $a_2$  e  $r_2$ , a solução do problema de estimar  $P$  está relacionada em encontrar um valor para o qual a função de probabilidade seja maximizada.

Os logaritmos desta expressão também maximizam o mesmo valor da probabilidade de  $n_x/P$  e simplificam o cálculo dado que para qualquer equação  $y = a \ln x$  a derivada  $dy / dx$  é  $adx / x$ . No caso, a função de log-probabilidade será dada pela equação 6.3.

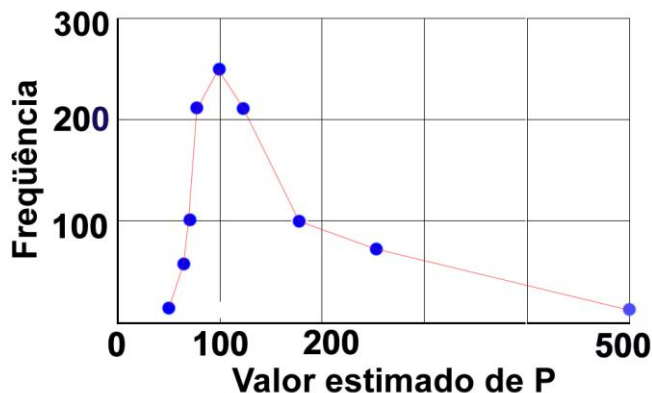
$$L = \ln(a_2 / r_2) + r_2 * \ln(a_1 / N) + (a_2 - r_2) * \ln(1 / (a_1 / N)) \quad [\text{Eq. 6.3}]$$

A estimativa da máxima probabilidade de  $P$  será o valor de  $P$  para o qual  $dL/dP$  será igual a 0. Portanto, diferenciando ficamos com a equação 6.4.

$$dL / dP = (r_2 / N) + ((a_1 * (a_2 - r_2)) / (N * (N - a_1))) = (a_1 - a_2 - r_2 * N) / (N * (N - a_1)) \quad [\text{Eq. 6.4}]$$

Quando  $dL / dP = 0$ , o numerador é zero de forma que  $P = a_1 / a_2$  voltamos à equação 34, que nada mais é do que o chamado índice de Lincoln, visto anteriormente, onde o valor estimado de  $N$  tem a probabilidade máxima e representa o valor modal da distribuição de probabilidades.

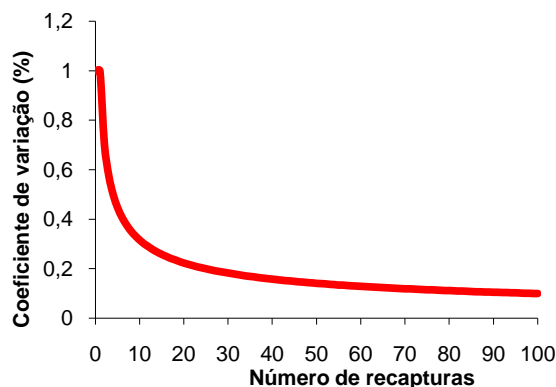
Como a distribuição resultantes é assimétrica os erros também são assimétricos o que leva a um problema relacionado ao tamanho amostral. No exemplo, se o número de recapturas for menor do que 3 ou maior do 5, os erros das estimativas não estarão indicando a verdadeira faixa de variação (Figura 6.3). BLOWER *et al.* (1981) sugerem obter os limites de confiança em relação à  $r_2$  e usar os valores equivalentes de  $N_x$ .



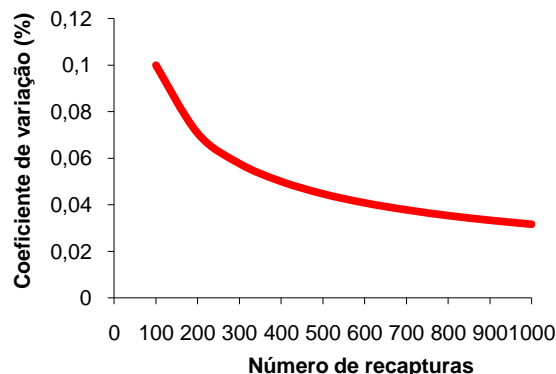
**Figura 6.3.** Estimativas do tamanho populacional pelo método de Lincoln-Petersen em 1.000 simulações em computador. O tamanho verdadeiro da população é de 100 com 50 indivíduos marcados. Segundo BLOWER *et al.* (1981).

Como o coeficiente de variação do método de LP é dado pela raiz quadrada do inverso das recapturas (equação 6.5) podemos verificar que para atingir um valor abaixo de 0,10, deveremos ter um número de recapturas acima de 100 (Figuras 6.4 e 6.5).

$$CV\ LP = \text{RAIZ} (1 / r^2) \text{ [Eq. 6.5]}$$



**Figura 6.4.** Número de recapturas necessárias para obter um determinado coeficiente de variação no método de LP. Intervalo entre 1 e 100.



**Figura 6.5.** Número de recapturas necessárias para obter um determinado coeficiente de variação no método de LP. Intervalo entre 100 e 1000.

Os autores ROBSON & REGIER (1964, 1968), recomendaram uma acurácia de 0,5 para estudos preliminares onde apenas uma idéia geral do tamanho populacional é necessária. Isto significa que o verdadeiro valor de N deverá estar na faixa de 0,5N a 1,5N. Para estudos de manejo, o erro deve ser de no máximo 0,25, ou seja, o verdadeiro valor de N deverá estar na faixa de 0,75N a 1,25N. Finalmente,

em estudos de ecologia e dinâmica populacional o erro deverá ser de no máximo 0,1, ou seja, o verdadeiro valor de  $N$  deverá estar na faixa de  $0,90N$  a  $1,10N$ . Neste caso, as estimativas feitas usando o método de LP são inviáveis para estudos ecológicos para populações menores do que aproximadamente 200.

A equação do eCVLP permite calcular intervalos de confiança mais confiáveis, porém menos precisos, usando o número de recapturas como indicador da variação.

Usando o exemplo das bolas na urna teremos os resultados da tabela 6.3. Verifique que tanto nas estimativas feitas com o método de LP original quanto no método corrigido, o intervalo de confiança de 95%  $[(N) \pm (epN) (1,96)]$ , não abrange o valor real da população da urna.

Tabela 6.3.

Estimativa do total de bolas e seu erro, na urna do exemplo. As áreas sublinhadas são aquelas que os erros não abrangem o total real.

recapturas	estimativa de N LP original	erro [p/ $\alpha$ 95%]	intervalo de N [eCV p/ $\alpha$ 95%]	estimativa de N (LP c/ correção de Bailey)	erro [p/ $\alpha$ 95%]	intervalo de N [eCV p/ $\alpha$ 95%]
0	$\infty$	$\infty$	-	-	-	-
1	500	68 [133]	0 a 1.480	251	20[39]	0 a 743
2	250	16 [31]	0 a 596	167	11[22]	0 a 398
3	167	7 [14]	0 a 356	125	7[14]	0 a 266
4	125	3 [6]	3 a 248	100	5[10]	2 a 198
5	100	2 [4]	12 a 188	84	3[6]	10 a 158
6	83	1 [2]	17 a 149	72	2[4]	14 a 130
7	71	1 [2]	18 a 124	63	2[4]	16 a 110
8	62	0,5 [1]	19 a 105	56	1[2]	<u>17 a 95</u>
9	56	0,3 [1]	<u>19 a 92</u>	50	0,7[1]	<u>17 a 83</u>
10	-	-	-	-	-	-

A tabela 6.4 dá os valores correspondentes de CV em função do número de recapturas por amostra o que permite calcular os intervalos de confiança desejados para populações de até 100 indivíduos.

Tabela 6.4.

Valores de CV em função do número de recapturas de até 100 indivíduos.

REC	CV	REC	CV	REC	CV	REC	CV	REC	CV
1	1,0000000	21	0,2182179	41	0,1561738	61	0,1280369	81	0,1111111
2	0,7071068	22	0,2132007	42	0,1543034	62	0,1270001	82	0,1104315
3	0,5773503	23	0,2085144	43	0,1524986	63	0,1259882	83	0,1097643
4	0,5000000	24	0,2041242	44	0,1507557	64	0,1250000	84	0,1091089
5	0,4472136	25	0,2000000	45	0,1490712	65	0,1240347	85	0,1084652
6	0,4082483	26	0,1961161	46	0,1474420	66	0,1230915	86	0,1078328
7	0,3779645	27	0,1924501	47	0,1458650	67	0,1221694	87	0,1072113
8	0,3535534	28	0,1889822	48	0,1443376	68	0,1212678	88	0,1066004
9	0,3333333	29	0,1856953	49	0,1428571	69	0,1203859	89	0,1059998
10	0,3162278	30	0,1825742	50	0,1414214	70	0,1195229	90	0,1054093
11	0,3015113	31	0,1796053	51	0,1400280	71	0,1186782	91	0,1048285
12	0,2886751	32	0,1767767	52	0,1386750	72	0,1178511	92	0,1042572
13	0,2773501	33	0,1740777	53	0,1373606	73	0,1170411	93	0,1036952
14	0,2672612	34	0,1714986	54	0,1360828	74	0,1162476	94	0,1031421
15	0,2581989	35	0,1690308	55	0,1348400	75	0,1154701	95	0,1025978
16	0,2500000	36	0,1666667	56	0,1336306	76	0,1147079	96	0,1020621
17	0,2425356	37	0,1643990	57	0,1324532	77	0,1139606	97	0,1015346
18	0,2357023	38	0,1622214	58	0,1313064	78	0,1132277	98	0,1010153
19	0,2294157	39	0,1601281	59	0,1301889	79	0,1125088	99	0,1005038
20	0,2236068	40	0,1581139	60	0,1290994	80	0,1118034	100	0,1000000

Na maior parte das publicações indica-se que o intervalo de confiança deve ser obtido multiplicando-se o epN pelo valor de  $t\alpha$  correspondente ao nível escolhido. Lamentavelmente, isto só é válido para distribuições normais. KREBS (1989), baseado em SEBER (1982), descreve claramente as opções de utilização correta do erro. Segundo ele, existem três maneiras diferentes de obter intervalos de confiança válidos para as estimativas do tamanho populacional no método LP e derivados. A escolha de um deles está baseada no tamanho populacional e no número de recapturas (Tabela 6.5).

**Tabela 6.5.**

Chave para a escolha da distribuição estatística no uso do erro padrão da estimativa do tamanho populacional nos métodos de CMLR.

1a.	A razão dos animais marcados na amostra 2 (r2) em relação ao total coletado na amostra 2 (a2) é $> 0,10$	2
1b.	A razão dos animais marcados amostra 2 (r2) em relação ao total coletado na amostra 2 (a2) é $\leq 0,10$ .	distribuição de POISSON
2a.	O número de recapturas é $\leq 50$	distribuição BINOMIAL
2b.	O número de recapturas é $> 50$	aproximação NORMAL da distribuição de BINOMIAL.

Assim, para os dados da tabela 6.4, os erros calculados devem obedecer às distribuições adequadas (Tabela 6.6). Mesmo neste caso, os intervalos para 0 e 10 recapturas ainda estão fora (embora próximos) da faixa real. No entanto, seria pouco provável a ocorrência destes casos já que eles estão nos extremos e não deveriam ocorrer em uma amostragem bem feita.

**Tabela 6.6.**

Estimativa do total de bolas e seu erro, na urna do exemplo usando as distribuições estatísticas adequadas. Os intervalos sublinhados são aqueles que os erros não abrangem o total real.

recapturas	distribuição	estimativa de N LP (sem correção)	intervalo de N [para $\alpha$ 95%] LP (sem correção)	estimativa de N LP (c/ correção)	intervalo de N [para $\alpha$ 95%] LP (c/ correção)
0	POISSON	$\infty$	-	550	<u>128 a 550</u>
1	POISSON	500	94 a 9804	251	87 a 523
2	POISSON	250	75 a 1408	167	72 a 406
3	POISSON	167	62 a 611	125	60 a 302
4	POISSON	125	52 a 366	100	52 a 232
5	POISSON	100	45 a 254	84	45 a 185
6	POISSON	83	39 a 191	72	40 a 152
7	POISSON	71	36 a 152	63	37 a 128
8	POISSON	62	34 a 152	56	34 a 128
9	POISSON	56	30 a 112	50	31 a 101
10	POISSON	50	<u>28 a 94</u>	50	<u>29 A 87</u>

Neste caso, o valor correspondente do total de recapturas deve ser substituído diretamente na equação da estimativa do total populacional e não de seu erro padrão. Por exemplo, o intervalo para 5 recapturas, usando a equação de LP sem correção usa os valores 1,970 e 11,177 respectivamente, para os limites inferior e superior da distribuição. Com estes dados o cálculo do intervalo fica:

$$[(50) * (10)] / 1,970 = 254$$

$$[(50) * (10)] / 11,177 = 45$$

Quando o esforço amostral é alto, a equação usada é a da aproximação normal da distribuição Binomial (Equação 6.6).

$$r_2 / a_2 \pm (Z\alpha * (RAIZ (((1 - f) * (r_2 / a_2) * (1 - (r_2 / a_2))) / (a_2 - 1)) + (1 / (2 * a_2)))) \quad \text{[Eq. 6.6]}$$

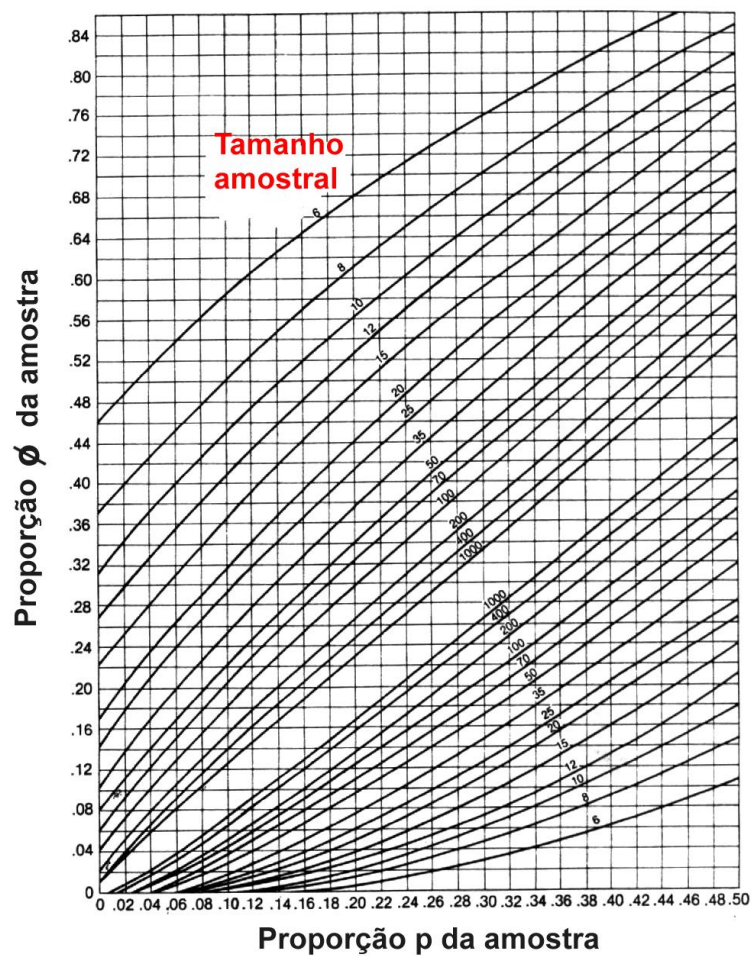
Onde  $f$  = fração da população total ( $\cong r_2/a_1$ ) coletada na amostra 2 e  $Z\alpha$  = variável padronizada da distribuição normal para um nível de confiança de  $1 - \alpha$  (1,96 para o nível de significância de 95%). As demais variáveis já foram explicadas anteriormente. Esta equação já está corrigida para continuidade.

Para amostras e tamanhos populacionais muito grandes, tanto a correção de continuidade quanto a correção para populações finitas são desprezíveis. Neste caso a equação pode ser simplificada (Equação 6.7).

$$r_2 / a_2 \pm Z\alpha * RAIZ (r_2 * (1 - (r_2 / a_2)) / (a_2 - 1)) \quad \text{[Eq. 6.7]}$$

A constante  $Z\alpha$  define os limites de confiança  $100(1-\alpha)$  e os valores adequados obtidos nas tabelas de  $Z$ , na distribuição normal padrão. Os limites de confiança da distribuição binomial para a fração marcada da população  $r_2/a_2$  podem ser obtidos mais facilmente usando um gráfico (Figura 6.6). Os valores obtidos são aproximados, mas servem perfeitamente para os fins a que se destinam.

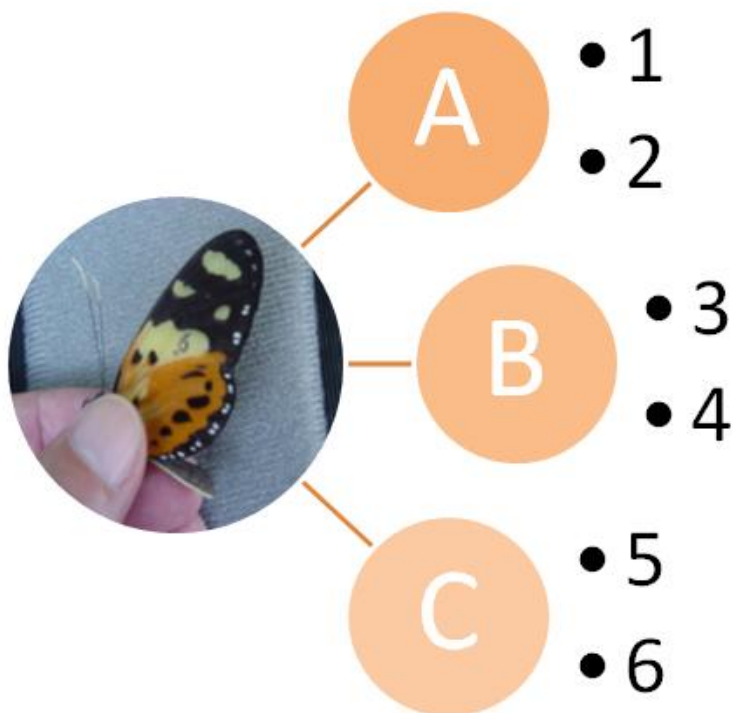
Para amostras grandes usa-se a aproximação normal da distribuição binomial, já vista na equação 40. Uma outra maneira de obter os valores necessários, é a de consultar tabelas como as de MAINLAND *et al.* (1956). As aplicações destas equações serão vistas mais adiante com os exemplos das simulações.

**Figura 6.6.**

Nomograma com os limites inferior e superior para  $\alpha = 95\%$  para a proporção marcada da população. Se o valor de  $p < 0,50$  entrar com o valor de  $q (= 1 - p)$ , subtraindo os limites de 1 (Segundo KREBS, 1989).

# Parte 7

## Método de Lincoln - Petersen



## 7.1. MÉTODO DE LINCOLN-PETERSEN ORIGINAL (LPO)

Esse é o método mais clássico e do qual derivou a maioria dos métodos mais complexos. Segundo BEGON (1979), esse método usa apenas os dados de indivíduos capturados e marcados em uma amostra  $x$  e recapturados em uma amostra  $x + 1$ . Embora ele tenha sido proposto para duas amostras, ele pode ser usado para fornecer estimativas contínuas, só que independentes.

O algoritmo usado, faz a correção de continuidade de Bailey (BAILEY, 1951, 1952) para amostras muito pequenas. Como o número de parâmetros (Tabela 7.1) é reduzido, as estimativas são mais precisas, desde que as premissas básicas de 1 a 7 (Tabela 2.1) sejam obedecidas.

**Tabela 7.1.**  
Parâmetros e estatísticas calculados no método de Lincoln-Petersen.

### ESTATÍSTICAS

$a_1$  = total de indivíduos coletados e marcados na amostra 1.  
 $a_2$  = total de indivíduos coletados na amostra 2, incluindo recapturas.  
 $r_2$  = total marcado na amostra 1 e recapturado na amostra 2.

### PARÂMETROS

$\hat{N}_1$  = estimativa do tamanho populacional na amostra 1 (equação 34, já vista).

$\hat{N}_1$  = estimativa do tamanho populacional na amostra 1, equação com correção de continuidade que é a mais recomendada.

$$\hat{N}_1 = ((a) * (a_2 + 1)) / (r_2 + 1) \quad [\text{Eq. 7.1}]$$

$\text{var}\hat{N}_1$  = variância da estimativa do tamanho populacional na amostra 1 (equação com correção de continuidade). O erro padrão  $\text{se}\hat{N}_1$  é dado pela raiz quadrada da variância de  $N$  (equação 42).

$$\text{se}\hat{N}_1 = \text{RAIZ} (((a_1^2) * (a_2 + 1) * (a_2 - r_2)) / (((r_2 + 1)^2) * (r_2 + 2))) \quad [\text{Eq. 7.2}]$$

Para exemplificar cada passo usaremos as estatísticas (Tabela 7.1) necessárias às estimativas que foram extraídas da matriz SIMEST de dados brutos de campo (Tabela 5.1), usada como exemplo. Pegando os dados de campo dos dias 13 e 14 (amostras 6 e 7) teremos:

$a_1 = 11$  [soma de todos os X's, C's e U's da coluna 6]  
 $a_2 = 9$  [soma de todos os X's, C's, R's e U's da coluna 7]  
 $r_2 = 3$  [soma de todos os R's da coluna 7, com C's ou R's anteriores na coluna 6, mais os U's nas mesmas condições]

Usando as equações 41 e 42 teremos:

$$\begin{aligned} N_6 &= ((11) (9 + 1)) / (3 + 1) \therefore 110 / 4 = 27,5 \\ \text{var}N &= [(11)^2 (9 + 1) (9 - 3)] / [(3 + 1)^2 (3 + 2)] \therefore [(121) (10) (6)] / [(16) (5)] \therefore 7260 / 80 = 90,75 \\ \text{ep}N &= \text{RAIZ} (90,75) = 9,52 \end{aligned}$$

Usando-se um intervalo de confiança de 90% ( $t = 1,645$ ), teremos que o valor estimado de  $N$  ficará:  $27,5 \pm (9,5)(1,645) = 27,5 \pm 15,6$  para um valor inferior = 11,9 e um valor superior = 43,1. Isto significa que o verdadeiro valor de  $N$  estará com 90% de probabilidade entre 11,9 e 43,1.



A tabela 7.2 apresenta o resultado de todas as estimativas para 14 amostras, pois a última não pode ser estimada. A estimativa da população total em todas as amostras, integrando todos os N's é de  $591 \pm 46$  indivíduos com um valor médio de  $38 \pm 6$  indivíduos por amostra.

Tabela 7.2.  
Resultados da aplicação do método de LP na simulação SIMEST feita sobre a população-modelo MATEST. Os valores em **negrito** indicam que a estimativa e seu erro estão dentro da faixa correspondente ao valor real. Valores do intervalo de confiança menores do que zero foram ignorados, mantendo zero como valor mínimo.

amostra	data	N s/ corr.	N c/ corr.	epN p/ $\alpha = 68,3\%$		epN p/ $\alpha = 90\%$		epN p/ $\alpha = 95\%$		CV p/ $\alpha = 95\%$	
				limite inferior	limite superior	limite inferior	limite superior	limite inferior	limite superior	limite inferior	limite superior
1	7-III	<b>41</b>	<b>37</b>	<b>21</b>	<b>52</b>	<b>11</b>	<b>62</b>	<b>0</b>	<b>68</b>	<b>0</b>	<b>88</b>
2	8-III	<b>44</b>	<b>60</b>	<b>28</b>	<b>92</b>	<b>8</b>	<b>112</b>	<b>0</b>	<b>123</b>	<b>0</b>	<b>178</b>
3	9-III	<b>45</b>	<b>61</b>	<b>29</b>	<b>92</b>	<b>9</b>	<b>112</b>	<b>0</b>	<b>124</b>	<b>0</b>	<b>181</b>
4	10-III	<b>43</b>	<b>70</b>	<b>33</b>	<b>107</b>	<b>8</b>	<b>132</b>	<b>0</b>	<b>142</b>	<b>0</b>	<b>207</b>
5	12-III	<b>41</b>	<b>31</b>	<b>21</b>	<b>41</b>	<b>15</b>	<b>47</b>	<b>11</b>	<b>51</b>	<b>1</b>	<b>161</b>
6	13-III	<b>40</b>	28	18	37	<b>12</b>	<b>43</b>	<b>8</b>	<b>48</b>	<b>0</b>	<b>60</b>
7	14-III	<b>39</b>	<b>59</b>	<b>27</b>	<b>90</b>	<b>7</b>	<b>110</b>	<b>0</b>	<b>120</b>	<b>0</b>	<b>175</b>
8	15-III	<b>40</b>	<b>44</b>	<b>25</b>	<b>63</b>	<b>13</b>	<b>75</b>	<b>7</b>	<b>81</b>	<b>0</b>	<b>105</b>
9	16-III	<b>41</b>	<b>30</b>	<b>19</b>	<b>41</b>	<b>12</b>	<b>48</b>	<b>8</b>	<b>52</b>	<b>0</b>	<b>64</b>
10	18-III	<b>39</b>	<b>44</b>	<b>25</b>	<b>63</b>	<b>13</b>	<b>75</b>	<b>7</b>	<b>81</b>	<b>0</b>	<b>105</b>
11	20-III	<b>39</b>	<b>44</b>	<b>25</b>	<b>63</b>	<b>13</b>	<b>75</b>	<b>7</b>	<b>81</b>	<b>0</b>	<b>105</b>
12	21-III	<b>43</b>	26	18	35	13	40	<b>10</b>	<b>42</b>	<b>1</b>	<b>52</b>
13	22-III	<b>44</b>	22	16	28	12	32	10	34	<b>1</b>	<b>44</b>
14	23-III	<b>44</b>	<b>36</b>	<b>20</b>	<b>52</b>	<b>10</b>	<b>62</b>	<b>5</b>	<b>67</b>	<b>0</b>	<b>86</b>
15	24-III	<b>43</b>	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Verifique que quanto maior o intervalo de confiança escolhido, menos estimativas ficam fora da faixa real, só que com isto, a precisão vai diminuindo. Mesmo com 95%, a amostra 13 (dia 22-III) não pode ser estimada corretamente.

O tamanho populacional nas 14 amostras (Figura 7.1), com os respectivos intervalos de confiança de 95% indica que a população permaneceu bastante estável em todo o intervalo amostral. As linhas retas, paralelas ao eixo x indicam a média e os intervalos de confiança dos valores médios.

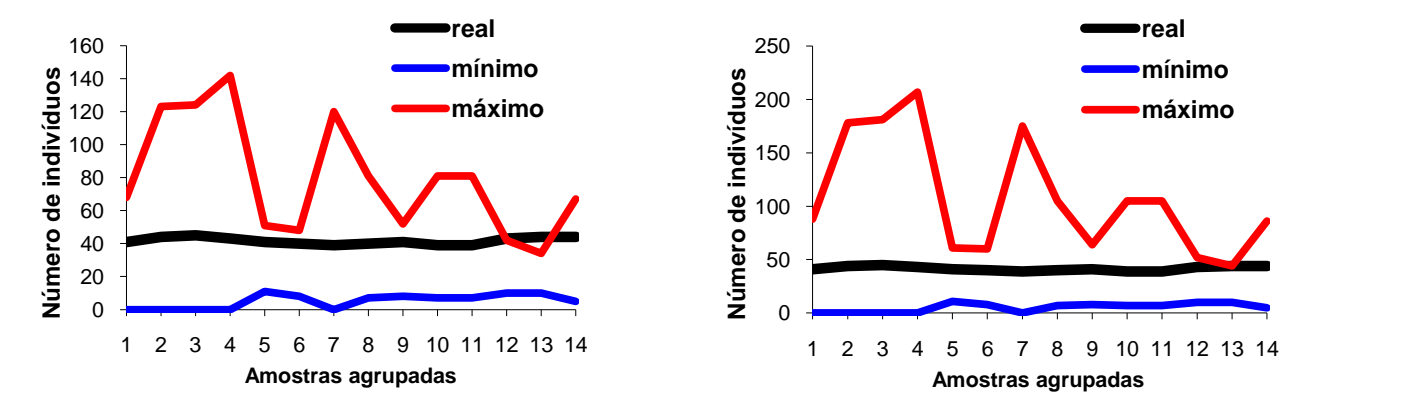
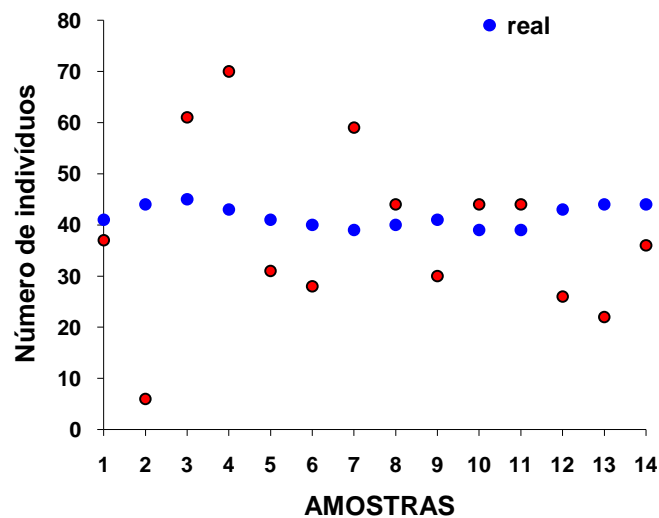


Figura 7.1. Estimativas do tamanho da população-modelo MATEST em cada amostra, para um nível de significância de 95%. A linha preta indica os valores reais e as linhas azul e vermelha a faixa de erro para o intervalo de confiança de 95%. (A) usando o epN; (B) usando o CV.

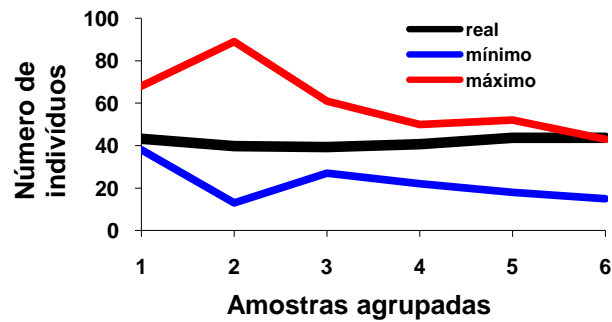
Compare o gráfico dos valores reais e estimados sem os erros e verifique a discrepância entre os dois em várias amostras (Figura 7.2).



**Figura 7.2.**  
Resultados da aplicação do método de LP na simulação SIMEST feita sobre a população-modelo MATEST. Os círculos pretos indicam os valores reais e os brancos os estimados.

Quando as estimativas em cada data não são confiáveis devido a poucas ou nenhuma recaptura, os dados podem ser agrupados. Se agruparmos as estimativas feitas anteriormente e trabalharmos com as suas médias poderemos ter uma indicação mais real do erro (Tabela 7.3; Figura 7.3). Usando o nível de significância de 95%, todos os intervalos corresponderão à faixa do valor real.

Tabela 7.3.									
Resultados da aplicação do método de LP na simulação SIMEST feita sobre a população-modelo MATEST. Dados agrupados para cada três dias. Os valores em negrito e sublinhados indicam que a estimativa e seu erro estão dentro da faixa correspondente ao valor real.									
amostra	datas	n	total ( $\Sigma$ N's)	média	ep	intervalo de confiança 90%		intervalo de confiança 95%	
						inferior	superior	inferior	superior
1	7-III a 9-III	3	158	<b>53</b>	7,8	<b><u>40</u></b>	<b><u>66</u></b>	<b><u>38</u></b>	<b><u>68</u></b>
2	10-III a 12-III	2	101	<b>51</b>	19,5	<b><u>19</u></b>	<b><u>83</u></b>	<b><u>13</u></b>	<b><u>84</u></b>
3	13-III a 15-III	3	131	<b>44</b>	8,9	<b><u>29</u></b>	<b><u>59</u></b>	<b><u>27</u></b>	<b><u>61</u></b>
4	16-III a 18-III	2	74	<b>36</b>	7,0	<b><u>24</u></b>	<b><u>48</u></b>	<b><u>22</u></b>	<b><u>50</u></b>
5	19-III a 21-III	2	70	<b>35</b>	8,9	<b><u>20</u></b>	<b><u>50</u></b>	<b><u>18</u></b>	<b><u>52</u></b>
6	22-III a 24-III	3	58	<b>29</b>	7,0	17	41	<b><u>15</u></b>	<b><u>43</u></b>
				<b>41,0</b>					



**Figura 7.3.**  
Gráfico da estimativa do tamanho populacional na população MATEST com os dados agrupados. A linha preta indica os valores reais e as linhas azul e vermelha a faixa de erro para o intervalo de confiança de 95%.

Uma outra possibilidade, é a de fazer um agrupamento semelhante ao anterior juntando os totais marcados e recapturados (Tabelas 7.4 e 7.5 e Figura 7.4).

**Tabela 7.4.**

Tabela com os dados de captura-recaptura extraídos da matriz SIMEST (Tabela 37), agrupados em intervalos de três dias. Não considerados os dados da última amostra (22-III).

amostra	data	capturas da amostra x a1	capturas da amostra x+1 a2	recapturas de x na amostra x+1 r2
1	7-III a 9-III	27	22	11
2	10-III a 12-III	22	27	13
3	13-III a 15-III	27	17	8
4	16-III a 18-III	17	21	6
5	19-III a 21-III	21	16	7
6	22-III a 24-III	16	11	4

**Tabela 7.5.**

Resultados da aplicação do método de LP na simulação SIMEST feita sobre a população-modelo MATEST. Dados agrupados para cada três dias. Os valores em negrito e sublinhados indicam que a estimativa e seu erro estão dentro da faixa correspondente ao valor real.

amostra	datas	n	N	ep	intervalo de confiança p/ eCV - 95%		intervalo de confiança para epN - 95%	
					inferior	superior	inferior	superior
1	7-III a 9-III	3	50	1,9	<u>20</u>	<u>80</u>	46	54
2	10-III a 12-III	2	42	1,7	<u>19</u>	<u>65</u>	<u>39</u>	<u>45</u>
3	13-III a 15-III	3	51	2,3	<u>19</u>	<u>86</u>	46	56
4	16-III a 18-III	2	51	3,7	<u>10</u>	<u>92</u>	44	58
5	19-III a 21-III	2	42	2,4	<u>11</u>	<u>73</u>	<u>37</u>	<u>47</u>
6	22-III a 24-III	2	35	3,0	<u>1</u>	<u>70</u>	29	41

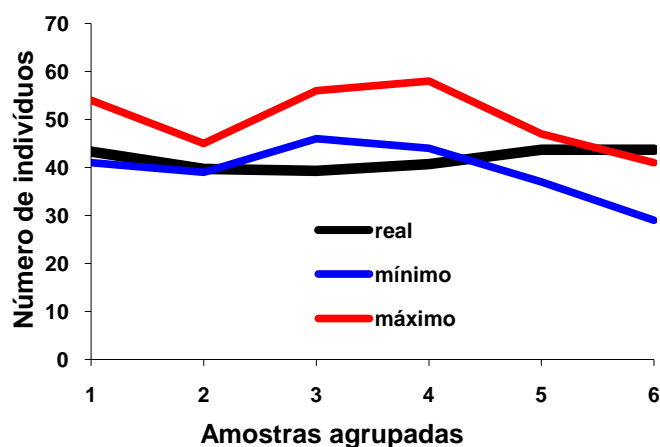
**Figura 7.4.**

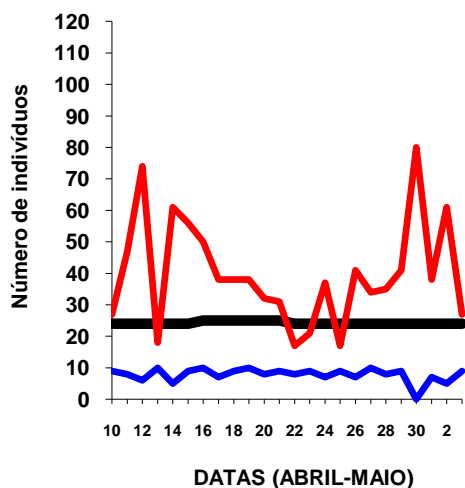
Gráfico da estimativa do tamanho populacional com o método de LP na simulação SIMEST feita sobre a população-modelo MATEST. Dados agrupados para cada três dias. A linha preta indica os valores reais e as linhas azul e vermelha a faixa de erro para o intervalo de confiança de 95%.

A população MATCON, apresentou resultados mais consistentes (Tabela 7.6), tanto pelo esforço amostral maior (40%) quanto pela estabilidade também maior. Mesmo assim, em algumas amostras, as estimativas feitas usando o intervalo dado pelo epN indicam que ele não corresponde ao valor real (Figura 7.5A), usando-se o intervalo dado pelo eCV essa falha diminui mas não é totalmente eliminada (Figura 7.5B).

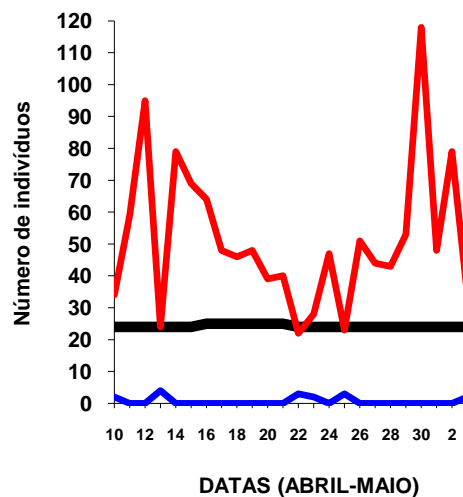
Tabela 7.6.

Resultados da simulação SIMCON com a aplicação do método de LP, com correção de continuidade sobre a população-modelo MATCON. Nível de significância 95,00 %,  $p < 0,0500$  (ep)(1,960). Integração da população total entre as amostras 1 a n-1,  $573 \pm 123$  indivíduos; média diária =  $22 \pm 3$  indivíduos.

#	DATA	N	epN	intervalo de confiança (epN)(1,96)		CV%	total coletado	recapturas	intervalo de confiança (eCV)(1,96)	
				inferior	superior				inferior	superior
1	10-ABR	18	9	9	27	25,5	10	0	2	34
2	11-ABR	28	19	8	47	35,7	10	5	0	59
3	12-ABR	40	34	6	74	43,3	10	3	0	95
4	13-ABR	14	4	10	18	14,9	11	2	4	24
5	14-ABR	33	28	5	61	42,6	9	7	0	79
6	15-ABR	33	24	9	56	37,2	10	2	0	69
7	16-ABR	30	20	10	50	34,6	12	3	0	64
8	17-ABR	23	15	7	38	34,6	9	3	0	48
9	18-ABR	23	15	9	38	32,0	9	3	0	46
10	19-ABR	24	14	10	38	28,9	12	4	0	48
11	20-ABR	20	12	8	32	30,2	9	4	0	39
12	21-ABR	20	11	9	31	28,9	10	4	0	40
13	22-ABR	12	4	8	17	17,4	9	4	3	22
14	23-ABR	15	6	9	21	21,8	10	7	2	28
15	24-ABR	22	15	7	37	35,7	8	5	0	47
16	25-ABR	13	4	9	17	16,7	10	3	3	23
17	26-ABR	24	17	7	41	36,5	8	6	0	51
18	27-ABR	22	12	10	34	28,9	11	3	0	44
19	28-ABR	22	13	8	35	31,2	9	4	0	43
20	29-ABR	25	16	9	41	33,3	11	4	0	53
21	30-ABR	40	40	0	80	51,6	8	3	0	118
22	1-MAI	23	15	7	38	34,6	9	1	0	48
23	2-MAI	33	28	5	61	42,6	9	3	0	79
24	3-MAI	18	9	9	27	25,5	10	2	2	34
25	4-MAI	-	-	-	-	-	10	5	-	-



A



B

Figura 7.5.

Representação gráfica das estimativas do tamanho populacional em 25 dias sucessivos da população-modelo MATCON (dados da figura 124). A linha preta indica os valores reais e as linhas azul e vermelha a faixa de erro para o intervalo de confiança de 95% para (A) epN; (B) eCV.

A precisão da estimativa de N, feita pelo método de LP é muito dependente da intensidade amostral (Figura 7.6). A comparação entre os valores estimados e os valores reais (Figura 7.7) mostram uma diferença de até 60%.

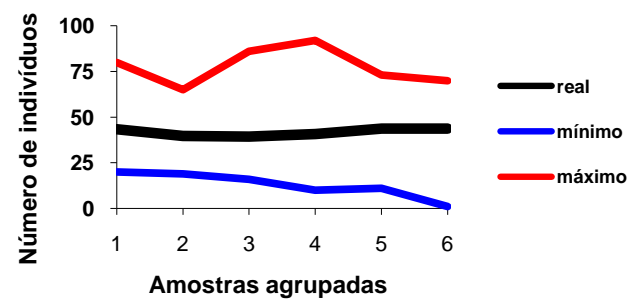


Figura 7.6.

Gráfico da estimativa do tamanho populacional com o método de LP na simulação SIMEST feita sobre a população-modelo MATEST. Dados agrupados para cada três dias. A linha preta indica os valores reais e as linhas azul e vermelha a faixa de erro para o intervalo de confiança de 95% usando o valor do CV.

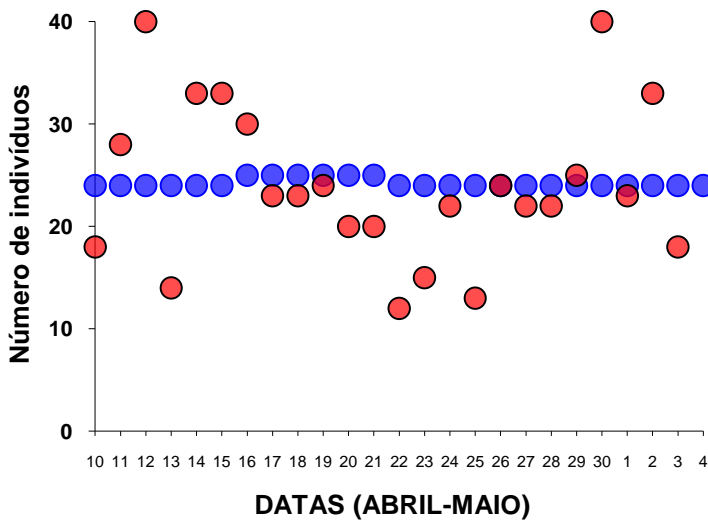


Figura 7.7.

Representação gráfica das estimativas do tamanho populacional em 25 dias sucessivos da população-modelo MATCON (dados da tabela 67). Diferença entre os totais estimados (círculos vermelho) e os reais (círculos azuis).

Os resultados da simulação SIMVAR foram mais contundentes, pois como a população-modelo MATVAR é variável não seria indicado aplicar um modelo cujas estimativas estão baseadas na premissa do fechamento populacional. Mesmo com o esforço amostral de 100%, os resultados (Tabela 7.7) mostram que as estimativas feitas usando os epN (Figura 7.8A) estiveram quase sempre fora da faixa real embora o uso do eCV tenha fornecido valores quase satisfatórios (Figura 7.8B). As estimativas pontuais (Figura 7.9) mostram isso mais claramente.

Tabela 7.7.

Resultados da simulação SIMVAR com a aplicação do método de LP, com correção de continuidade sobre a população-modelo MATVAR. Nível de significância 95,00 % ,  $p < 0,0500$  (ep)(1,960). Integração da população total entre as amostras 1 a n-1,  $188 \pm 40$  indivíduos; média diária =  $22 \pm 9$  indivíduos.

#	DATA	N	epN	intervalo de confiança (epN)(1,96)		CV%	total coletado	recapturas	intervalo de confiança (eCV)(1,96)	
				inferior	superior				inferior	superior
1	11jan	5	4	1	9	39,5	2	0	0	13
2	12jan	15	8	7	23	25,8	7	2	3	27
3	13jan	31	12	19	43	19,1	14	6	14	48
4	14jan	41	8	33	49	10,1	30	13	24	57
5	15jan	43	8	35	51	9,5	33	24	25	60
6	16jan	33	4	29	38	6,9	30	23	18	48
7	17jan	20	0	20	20	0,0	20	18	4	36
8	18jan	-	-	-	-	-	6	6	-	-

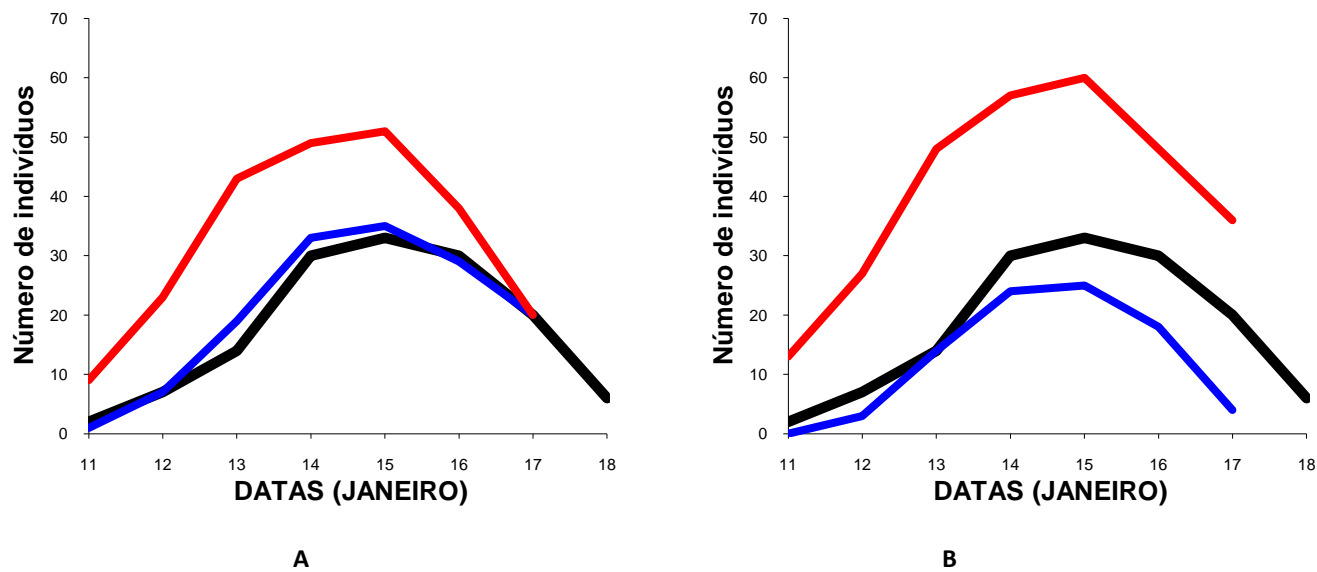


Figura 7.8.

Representação gráfica dos resultados da simulação SIMVAR com a aplicação do método de LP, com correção de continuidade sobre a população-modelo MATVAR (dados da tabela 4.63). Tamanho populacional em 8 dias sucessivos. A linha preta indica os valores reais e as linhas azul e vermelha a faixa de erro para o intervalo de confiança de 95% para (A) epN; (B) eCV.

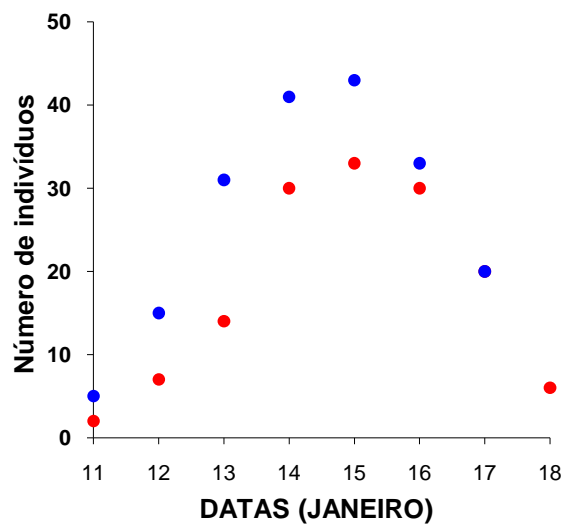


Figura 7.9.

Representação gráfica do tamanho populacional em 8 dias sucessivos da população-modelo MATVAR (dados da tabela 4.63). Diferença entre os totais estimados (círculos vermelhos) e os reais (círculos azuis).

#### 48. MÉTODO DE LINCOLN-PETERSEN MODIFICADO PARA CONTAGEM IMEDIATA (LPM)

As premissas deste método são praticamente as mesmas do método de LP com apenas algumas modificações (Tabela 7.8).

Tabela 7.8.  
Premissas no método LPM.

- 1 - A observação ou coleta de cada indivíduo é independente para cada observador.
- 2 - A probabilidade de visualização ou coleta de cada indivíduo é a mesma para cada observador.
- 3 - Não pode haver dúvidas de que um indivíduo visto por um observador é o mesmo visto por outro. Em outras palavras, as marcas de cada indivíduo devem ser únicas.

Quando é possível ir ao campo com uma equipe formada por vários coletores, o método de LP pode ser modificado para dar estimativas do tamanho populacional apenas nesta data (CHAPMANN, 1951; POLLOCK & KENDALL, 1987). Esta metodologia tem sido muito usada por ornitologistas e mamalogistas em censos de grandes mamíferos ou de ninhos, que geralmente são feitos com um observador na terra e outro voando de helicóptero. No entanto, ela não é muito adequada para organismos com uma capacidade de deslocamento muito grande. Para insetos, este método talvez pudesse ser aplicável a fitófagos, mais ou menos sésseis sobre plantas, como coleópteros e homópteros.

As estatísticas e parâmetros são os mesmo do método de LP só que a correção de continuidade é proposta por CHAPMAN, 1951) e não a de BAILEY(1952)(Tabela 7.9).

Tabela 7.9.

Parâmetros e estatísticas calculados no método de LP, com correção de continuidade, para contagem imediata.

## ESTATÍSTICAS

a1 = total de indivíduos diferentes coletados e marcado pelo observador 1.

a2 = total de indivíduos diferentes coletados e marcado pelo observador 2.

b = total de indivíduos diferentes coletados e marcados por ambos observadores.

## PARÂMETROS

$\hat{N}$  = estimativa do tamanho populacional na amostra.

$\hat{N} = (((a1 + 1) * (a2 + 1)) / (b + 1)) - 1$  [Eq. 7.3]

se $\hat{N}$  = erro padrão da estimativa de N na amostra.

se $\hat{N}$  =  $RAIZ(((a1 + 1) * (a2 + 1) * (a1 - b) * (a2 - b)) / (((b + 1) ^2) * (b + 2)))$  [Eq. 7.4]

Para exemplificar, usaremos os resultados da simulação SIMDIA feita sobre a população MATCON no dia 10 de abril. Os dados da amostra a1 e a2, feitas com um esforço de 50% sobre a população indicam que os dois observadores coletaram 12 indivíduos (Tabela 7.10) sendo que o número de indivíduos coletados pelos dois foi de 3.

Tabela 7.10.

Número dos indivíduos coletados nas três amostras do dia 10 de abril na simulação SIMDIA sobre a população MATCON. Os números sublinhados indicam recapturas.

horário	número dos indivíduos											
0930 -1030	14	6	8	9	18	12	24	10	1	3	15	23
1130 - 1230	19	25	11	<u>1</u>	17	13	<u>18</u>	<u>6</u>	20	16	<u>10</u>	2
1530 - 1630	10	<u>11</u>	<u>1</u>	<u>12</u>	22	<u>16</u>	<u>24</u>	<u>9</u>	4	8	<u>3</u>	<u>17</u>

Usando as equações 7.3 e 7.4 teremos:

$$\begin{aligned}\hat{N} &= (((12 + 1) * (12 + 1)) / (3 + 1)) - 1 = ((13 * 13) / 4) - 1 = 169 / 4 - 1 = 41,25 \\ se\hat{N} &= \text{RAIZ} (((12 + 1) * (12 + 1) * (12 - 3) * (12 - 3)) / (((3 + 1) ^ 2) * (3 + 2))) \\ &= \text{RAIZ} ((13 * 13 * 9 * 9) / (16 * 5)) \\ &= \text{RAIZ} (1389 / 80) = \\ &= \text{RAIZ} (171,125) = 13,1\end{aligned}$$

Usando-se um intervalo de confiança de 95% ( $t = 1,96$ ), teremos que o valor estimado de N ficará:

$$41,25 \pm (13,1)(1,96) \therefore 41,3 \pm 25,7 \therefore \text{valor inferior} = 16 \text{ e valor superior} = 67.$$

Isto significa que o verdadeiro valor de N deve estar, com 95% de probabilidade, entre 16 e 67.

Se o intervalo for calculado usando a distribuição de Poisson dado o baixo número de recapturas, teremos para o nível de 95%:

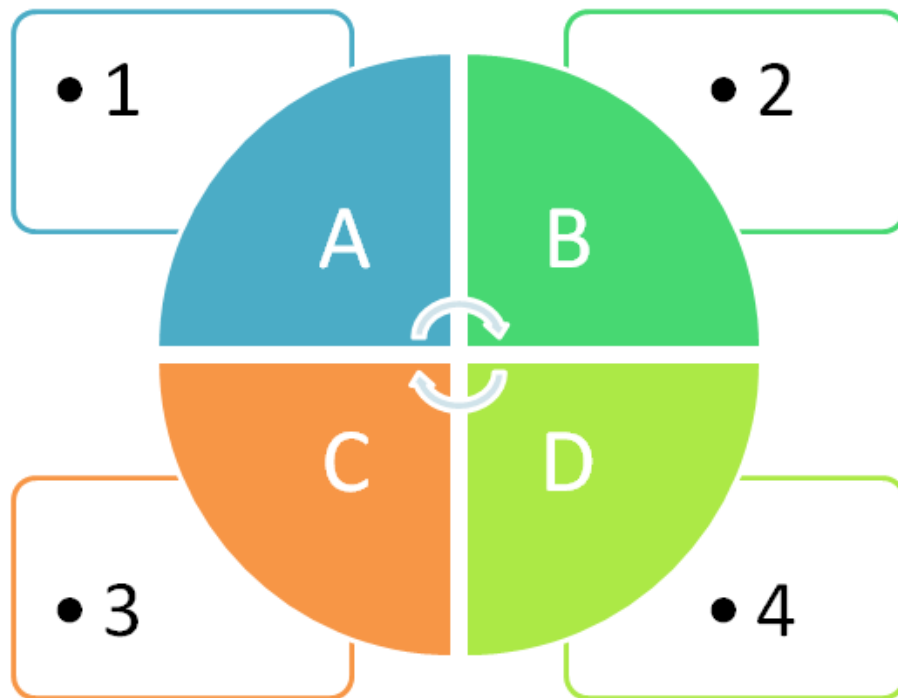
$$\begin{aligned}\text{limite inferior} &= (((12+1)(12+1)) / (8,102+1))-1 = 18 \\ \text{limite superior} &= (((12+1)(12+1)) / (0,818+1))-1 = 92\end{aligned}$$

Como o valor real é de 24, o método parece aceitável, desde que obedecidas as premissas.



## Parte 8

### Método de Fisher - Ford



### 8.1. MÉTODO DE FISHER-FORD (FF)

Esse método foi proposto por FISHER & FORD (1947) e é bastante semelhante ao método negativo, desenvolvido por JACKSON (1937).

Em uma amostra  $x$ , a estimativa do tamanho populacional  $N_x$ , é semelhante ao de LP, só que este valor é multiplicado por  $M_x$ , número de marcas à risco. Esse termo pode parecer esquisito, mas significa que o que interessa não é o número de indivíduos marcados que foi recapturado, mas sim a somatória de quantas vezes cada um o foi. O cálculo de  $M_x$  é relativamente complexo e indireto. Ele envolve uma comparação dos dias sobrevividos pelas marcas nas amostras, com a dos dias sobrevividos pelas marcas na população. As marcas deverão em média, serem as mesmas, mas devido à erros amostrais, essa igualdade não deverá ser alcançada em uma data em particular. Por isso, é melhor juntar os dias sobrevividos de diferentes ocasiões amostrais e comparar sua soma com a soma na população. Fazendo isso, as discrepâncias se cancelarão.

Em uma amostra  $x$ , o número total de marcas coletadas será dado por:  $\sum m_{xj}$ , onde  $j$  é o dia em que a marca foi feita (para  $j = 1, \dots, x-1$ ). Cada marca tem  $i_{xj}$  dias e a idade total de todas será dada por:  $\sum m_{xj} (x - j)$ . Em outras palavras, este será o número de dias sobrevividos pelas marcas coletadas na amostra  $x$ . Se este valor for somado para todas as amostras, obteremos o número total de dias sobrevividos por todas as marcas, que é dado por:  $\sum \sum m_{xj} (x - j)$ . Este valor não é uma estimativa e representa  $T_0$ , o total observado. Consideremos agora toda a população onde  $A_x$  é a idade média das marcas no dia  $x$ . Imediatamente antes da amostra do dia  $x$ , existirão  $M_x$  marcas à risco. Durante a amostra  $x$ , algumas serão recapturadas e liberadas (eventualmente algumas poderão ser removidas) e outras  $R_x$ , ainda não marcadas, serão marcadas e liberadas. Por isso, imediatamente depois da amostra  $x$ , existirão  $(M_x + R_x)$  marcas à risco na população. Neste ponto, as marcas terão uma idade total de  $A_x M_x$ , e as  $R_x$  marcas liberadas imediatamente antes, uma idade total de zero. A idade média de todas as marcas será dada por:  $(A_x * M_x + 0) / (M_x + R_x)$ . Um dia mais tarde, imediatamente antes da amostragem  $x+1$ , todas estas marcas estarão um dia mais velhas, ou seja,  $A_{x+1} = ((A_x * M_x) / (M_x + R_x)) + 1$  ou:  $A_x = ((A_{x-1} * M_{x-1}) / (M_{x-1} + R_{x-1})) + 1$ . Se na amostra  $x$ , por acaso, algum dos indivíduos marcados anteriormente for retirado da população por algum motivo, a equação acima deverá ser corrigida subtraindo-se este número do total liberado,  $R_x$ . Todos os  $R_x$  são conhecidos e, assumindo-se que inicialmente também todos os  $M_x$  o são, então teremos que  $A_2$ , a idade média das marcas um dia após a primeira e única amostra deverá ser igual a 1. Com isto, o valor de  $A_3$  poderá ser calculado. Isto resultará na possibilidade de  $A_4$  ser calculado, e assim por diante. Nós agora temos o termo  $A_x * m_x$ , que representa uma estimativa dos dias sobrevividos pelas marcas coletadas na amostra  $x$ . Igualmente poderemos computar  $\sum A_x * m_x$ , ou  $TE$ , o total estimado que deverá ser igual ao  $T_0$  previamente calculado nas amostras.

Em outras palavras, uma sequência de estimativas de  $M_x$  levará à uma sequência de estimativas de  $A_x$  e finalmente ao valor de  $\sum A_x * m_x$ . O objetivo, no entanto, é o de estimar os  $M_x$  e aquelas que servem, são as que dão um valor de  $\sum A_x * m_x$  que seja igual a  $T_0$ . Como imediatamente após o dia  $x$  existirão  $(M_x + R_x)$  marcas à risco na população, então entre as amostras  $x$  e  $x+1$ , alguma destas serão perdidas e só  $\phi (M_x + R_x)$  sobreviverão. A taxa de sobrevivência diária  $\phi$  é assumida aqui como sendo constante. Isso significa que imediatamente antes da amostragem do dia  $x+1$  existirão  $\phi$

$(M_x + R_x)$  marcas à risco ou seja  $M_{x+1} = \phi (M_x + R_x)$ . Como todos os  $R_x$  são conhecidos, assumimos inicialmente que  $\phi$  também o seja e, neste caso,  $M_1$ , que é o número de marcas à risco na população antes da amostragem 1 será igual a zero.  $M_2$  poderá agora ser calculado, sendo igual a  $\phi R_1$ . Neste ponto,  $r_2$ ,  $\phi_2$  e  $M_2$  são conhecidos e  $M_3$  poderá ser calculado e assim por diante.

Assim um valor particular de  $\phi$  poderá ser calculado pela sequência de  $M_x$  a um valor particular de  $\sum A_x * m_x$ . Uma etapa final será a de plotar os valores de  $\phi$  contra os de  $\sum A_x * m_x$ . Neste caso, dois pontos bem espaçados serão suficientes. O valor de  $\phi$  que leva a um de  $\sum A_x * m_x$  igual ao valor de TO observado poderá ser lido neste gráfico. Quando a melhor estimativa de  $\phi$  puder ser obtida, então poderemos fazer as estimativas dos respectivos  $N_x$ . As estatísticas e as equações básicas do método estão na Tabela 8.1.

**Tabela 8.1.**  
Parâmetros e estatísticas calculados no método de Fisher-Ford.

#### ESTATÍSTICAS

$n_x$  = total de indivíduos coletados e marcados na amostra  $x$ .  
 $R_x$  = total de indivíduos liberados na amostra  $x$ .  
 $rx_j$  = total de indivíduos da amostra  $j$ , recapturados na amostra  $x$ .  
 $m_x$  = somatória das recapturas na amostra  $x$ .  
 $ix$  = idade das marcas na amostra  $x$ .

#### PARÂMETROS

$Sm_x$  = somatória da idade das marcas observadas na amostra  $x$ .

$$Sm_x = \sum m_{xj} * (x - j) \text{ [Eq. 8.1]}$$

TO = somatória da idade das marcas observadas em todas as amostras.

$$\sum \sum m_{xj} * (x - j) \text{ [Eq. 8.2]}$$

$\hat{A}_x$  = estimativa da idade média das marcas na amostra  $x$ .

$$\hat{A}_x = ((\hat{A}_x - 1) * \hat{M}_x - 1) / ((\hat{M}_x - 1) + \hat{R}_x - 1) + 1 \text{ [Eq. 8.3]}$$

TE = somatória da idade das marcas observadas em todas as amostras.

$$TE = \sum \hat{A}_x * \hat{M}_x \text{ [Eq. 8.4]}$$

$\hat{N}_x$  = estimativa do tamanho populacional na amostra  $x$ , equação com correção de continuidade que é a mais recomendada.

$$\hat{N}_x = ((R_x + 1) / (m_x + 1)) * \hat{M}_x \text{ [Eq. 8.5]}$$

$\hat{\phi}$  = estimativa da taxa de sobrevivência média entre as amostra 1 e  $k$ .

equação de iteração sem solução explícita [Eq. 8.6]

$\hat{L}_x$  = estimativa do número de perdas, entre as amostras  $x$  e  $x+1$ .

$$\hat{L}_x = (1 - \hat{\phi}) * \hat{N}_x \text{ [Eq. 8.7]}$$

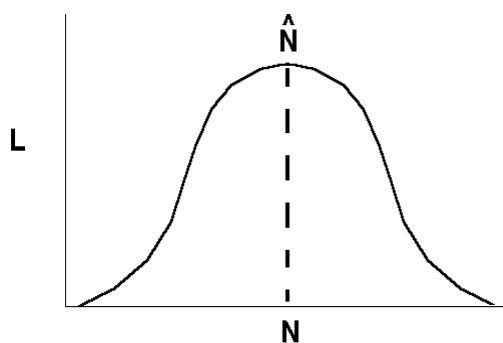
$\hat{B}_x$  = estimativa do número de ganhos, entre as amostras  $x$  e  $x+1$ .

$$\hat{B}_x = \hat{N}_{x+1} - \hat{\phi} * \hat{N}_x \text{ [Eq. 8.8]}$$

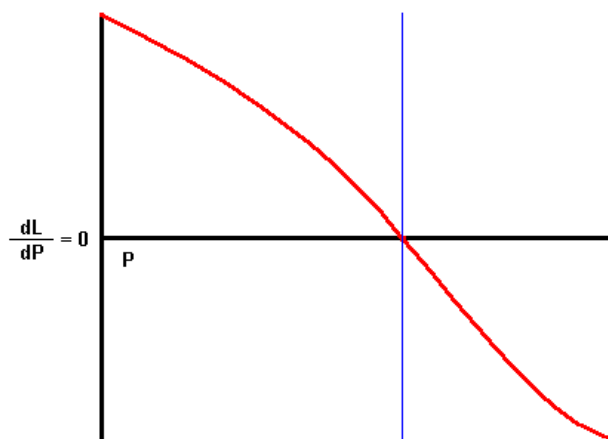
Os autores do método não propuseram nenhuma forma de estimar o erro da estimativa do tamanho populacional. Para a estimativa do erro da taxa de sobrevivência, BLOWER, COOK & BISHOP (1981) sugerem o uso da equação de variância proposta por LESLIE & CHITTY (1951), equação 8.9.

$$\hat{V}_s = (s_1 * s_2 * (s_1 * s_2)) / (s_2 * y_1 - s_1 * y_2) \text{ [Eq. 8.9]}$$

O argumento desta equação, pode ser representado graficamente, mostrando a relação de L e N, que geralmente tem uma forma de sino invertido (Figura 8.1). Neste gráfico, a estimativa de N corresponde ao valor máximo e L. A inclinação de L em N é dada por  $dL / dN$  e tem outra forma (Figura 8.2).



**Figura 8.1.**  
Gráfico de L em função de N.



**Figura 8.2.**  
Gráfico de  $dL/dN$  em função de N.

Aqui, o valor da estimativa de N é obtido quando  $dL/dN$  é zero. A inclinação de  $dL/dN$  vai se tornando maior se o espalhamento de L em N é reduzido e por isso, claramente relacionado à variância de N. Na verdade, no valor estimado de N, a inclinação é igual a  $-1/V$ . Esta relação mostra como os valores estimados de N e V podem ser calculados numericamente por iteração, mesmo quando as equações algébricas não tenham soluções explícitas. Se dois pares de valores  $x_1y_1$  e  $x_2y_2$  são enumerados ao redor de N, teremos que a variância será igual a  $V = (x_2 - x_1) / (y_1 - y_2)$ . Assim a variância da taxa de sobrevivência pode ser obtida pela taxa de convergência dos valores da coluna K. Neste caso, usam-se os valores mais próximos à zero.

Para a estimativa do erro, sugere-se o uso da mesma forma de indicação de intervalo de erro, usando o eCV, demonstrada no método de LP.

Os dados brutos derivados da matriz de campo devem ser colocados em uma treliça (Tabela 8.2) onde são colocadas os dias a partir da primeira amostragem e as capturas e recapturas correspondentes.

**Tabela 8.2.**

Treliça I para colocação dos dados brutos de campo no método FF, exemplo usando 5 amostras. Nas colunas de recapturas são colocadas as recapturas na data que foram marcadas em dias anteriores. Por exemplo na linha 3 coluna 2,  $r_{3,2}$  indica que nesta célula deve ser colocado o número de indivíduos da amostra 2 recapturados pela última vez na amostra 3.

RECAPTURAS								
datas ↓	total coletado ↓	datas →	1	2	3	4	5	mx
1	n1		-	-	-	-	-	m1 = 0
2	n2		(r2,1)	-	-	-	-	m2
3	n3		(r3,1)	(r3,2)	-	-	-	m3
4	n4		(r4,1)	(r4,2)	(r4,3)	-	-	m4
5	n5		(r5,1)	(r5,2)	(r5,3)	(r5,4)		m5
total liberado →			R1	R2	R3	R4	R5	

Com os dados da treliça I constrói-se a treliça II, onde cada uma das células de recaptura é multiplicada pela “idade das marcas” em dias (Tabela 8.3).

**Tabela 8.3.**

Treliça II para tratamento dos dados da treliça I.

RECAPTURAS x IDADE DAS MARCAS							
datas ↓	datas →	1	2	3	4	5	Smx
1		-	-	-	-	-	Sm1
2		(r2,1) (1)	-	-	-	-	Sm2
3		(r3,1) (2)	(r3,2) (1)	-	-	-	Sm3
4		(r4,1) (3)	(r4,2) (2)	(r4,3) (1)	-	-	Sm4
5		(r5,1) (4)	(r5,2) (3)	(r5,3) (2)	(r5,4) (1)		Sm5
TO ⇔							

A treliça III é construída de forma semelhante (Tabela 8.4) e em cada célula central é colocado o total produto do liberado multiplicado pela taxa de sobrevivência assumida elevada a idade das marcas na amostra.

**Tabela 8.4.**

Exemplo de Trelça III, de aplicação do método FF, para 5 amostras. Em cada célula da trelça, indicada em detalhe pela seta, o valor do total coletado, marcado e liberado (Rx) na amostra, é multiplicado pela taxa de sobrevivência elevada à potência da idade das marcas. Para amostras contínuas, o valor da idade das marcas vai crescendo de 1 até n para cada início de coluna. Se por acaso existirem dias sem amostragem, essa sequência deve ser corrigida.

datas	x1	x2	x3	x4	x5	
	R1					A1x
x2	1	R2				A12
x3	2	1	R3			A13
x4	3	2	1	R4		A14
x5	4	3	2	1	R5	A15

⇒

**idx**  
**(Rx) ( $\phi$ )**

A trelça IV é construída de forma semelhante só que o produto será entre a idade das marcas, o total liberado e taxa de sobrevivência assumida elevada a potência da idade das marcas (Tabela 8.5).

**Tabela 8.5.**

Exemplo de Trelça IV, de aplicação do método FF, para 5 amostras. Em cada célula da trelça, indicada em detalhe pela seta, o valor da idade das marcas é multiplicado pelo total coletado, marcado e liberado (Rx) na amostra, e multiplicado pela taxa de sobrevivência elevada à potência da idade das marcas. Para amostras contínuas, o valor da idade das marcas vai crescendo de 1 até n para cada início de coluna. Se por acaso existirem dias sem amostragem, essa sequência deve ser corrigida.

datas	x1	x2	x3	x4	x5	
	R1					A2x
x2	1	R2				A22
x3	2	1	R3			A23
x4	3	2	1	R4		A24
x5	4	3	2	1	R5	A25

⇒

**idx**  
**(idx) (Rx) ( $\phi$ )**

Os valores de A1x e A2x são usados para a construção da trelça V (Tabela 8.6) onde o valor estimado de Mx será obtido e possibilitará obter TE a ser comparado com o TO da trelça II.

**Tabela 8.6.**

Exemplo de aplicação do método de FF para 5 amostras, trelça V, com os dados das trelça III e IV, para calcular TE, o total esperado de marcas sobreviventes.

DATAS	A1x	A2x	Ax = A2x / A1x	Mx
x1	A11	A21	A1	M1
x2	A12	A22	A2	M2
x3	A13	A23	A3	M3
x4	A14	A24	A3	M3
x5	A15	A25	A5	M5

TE ⇒

Se os valores de TO e TE forem muito próximos, tendendo a zero, podemos assumir que a taxa de sobrevivência assumida é a mais adequada para os dados e portanto, os respectivos valores de Mx podem ser usados para estimar os valores de N em cada amostra, usando para isso, a treliça VI (Tabela 8.7).

**Tabela 8.7.**

Treliça VI, com os dados das treliças I,II, e IV. para estimativa dos respectivos Nx para 5 amostras.

amostra	Mx	Rx	mx	$Nx = [(Rx + 1) / (mx + 1)] (Mx)$
1	M1	R1	m1	N1
2	M2	R2	m2	N2
3	M3	R3	m3	N3
4	M4	R4	m4	N4
5	M5	R5	m5	N5

Para facilitar a compreensão usaremos a matriz SIMEST (Tabela 5.1) como exemplo. O primeiro passo é fazer uma nova matriz (Tabela 8.8) colocando apenas as recapturas válidas para o método de FF e os dados são então colocados na treliça tipo I (Tabela 8.9).

**Tabela 8.8.**

Matriz com as recapturas válidas para o método de Fisher-Ford. O número 1 indica a primeira captura, os caracteres X indicam as recapturas posteriores em relação à data 1. Verifique que mesmo as datas sem coletas estão incluídas nas colunas.

data amostra	7-III	8-III	9-III	10-III	11-III	12-III	13-III	14-III	15-III	16-III	17-III	18-III	19-III	20-III	21-III	22-III	23-III	24-III
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
12	1	-	X	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
16	1	X	-	X	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
17	-	-	1	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
18	1	X	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
24	-	-	1	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
26	1	-	-	-	-	-	-	X	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-
27	1	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
28	-	-	1	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-
29	-	1	-	X	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
32	-	-	-	1	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
33	1	-	-	-	-	X	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
34	-	1	-	X	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-
36	-	1	-	-	-	X	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-
37	1	-	-	X	-	-	X	-	-	X	-	X	-	-	-	-	-	-
38	-	-	1	-	-	X	-	-	X	-	-	X	-	-	-	-	-	-
39	-	-	-	-	-	1	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
40	-	-	1	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
42	-	1	-	-	-	X	X	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-
43	-	-	1	-	-	-	-	X	-	X	-	X	-	-	-	-	-	-
44	-	-	-	-	-	1	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-
47	-	-	-	-	-	-	1	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
49	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	X	-	X	-	-	-	-
50	-	-	-	-	-	1	X	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
51	-	-	-	-	-	-	-	1	-	X	-	-	-	X	-	-	-	-
54	-	-	-	-	-	-	1	-	X	-	-	-	-	-	X	-	-	-
55	-	-	-	-	-	-	1	X	-	-	-	-	-	-	X	X	X	-
56	-	-	-	-	-	1	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
57	-	-	-	-	-	1	-	-	X	X	-	X	-	X	-	-	-	-
58	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	X	-	X	-	-
64	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-
65	-	-	-	-	-	-	-	-	1	X	-	-	-	X	-	-	-	X
66	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	X	-	-	X
67	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	X	-	-	-	-
68	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	X	-	-	-	-	-	-

Tabela 8.8. Continuação...

data amostra	7-III	8-III	9-III	10-III	11-III	12-III	13-III	14-III	15-III	16-III	17-III	18-III	19-III	20-III	21-III	22-III	23-III	24-III
72	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	X	-
73	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	X	-	-	X
74	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	X
76	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	X	-
78	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	X	X	-	X
84	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	X	X	-	X
85	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	X	X	X
92	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	X	X
98	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	X	-

Tabela 8.9.

Trelança tipo I, de aplicação do método de FF, com os dados brutos de campo da matriz SIMU1, para a obtenção da estatística mx.

		RECAPTURAS																
datas	total coletado	datas →	7-III	8-III	9-III	10-III	12-III	13-III	14-III	15-III	16-III	18-III	20-III	21-III	22-III	23-III	24-III	
7-III	10		-															0
8-III	10		2	-														2
9-III	11		2	1	-													3
10-III	10		4	3	1	-												8
12-III	13		2	3	2	1	-											8
13-III	11		2	2	2	2	4	-										12
14-III	9		1	0	1	1	2	3	-									8
15-III	12		1	2	1	1	4	1	1	-								11
16-III	10		1	0	2	1	1	1	2	2	-							10
18-III	10		1	1	2	1	4	2	1	3	3	-						18
20-III	12		0	0	0	0	2	0	1	4	3	0	-					12
21-III	11		0	0	0	0	0	2	1	1	1	1	2	-				8
22-III	11		0	0	0	0	0	1	2	1	0	0	3	4	-			11
23-III	9		0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	4	4	-			10
24-III	11		0	0	0	0	0	0	0	1	2	1	3	7	3	2	0	19
total liberado →			10	10	11	10	13	11	9	12	10	10	11	11	11	9	11	

Como o total coletado é igual ao total liberado, esses valores são iguais nas linhas e colunas correspondentes, exceto na amostra do dia 20. Nas recapturas devemos lembrar que o que vale são as datas da primeira e última marcação. Por exemplo no dia 14 serão considerados os indivíduos: #26, marcado no dia 7; #43, marcado no dia 9; #32, marcado no dia 10; #50 e #56, marcados no dia 12; #47 e #55, marcados no dia 13. No dia 15 serão considerados os indivíduos: #26, marcado no dia 7; #34 e #36, marcados no dia 8; #38, marcado no dia 9; #44 e #57, marcados no dia 12; #54, marcado no dia 13. No dia 16 serão considerados os indivíduos: #37, marcado no dia 7; #28 e #43, marcados no dia 9; #57, marcado no dia 12; #51, marcado no dia 14 e #65, marcado no dia 15.

Com os dados da trelança tipo I, construímos a trelança tipo II (Tabela 8.10) obtendo assim, TO, a sobrevivência observada das marcas.



Tabela 8.10.

Treliça tipo II, para a aplicação do método FF, com os dados da treliça tipo I, multiplicados pela idade das marcas. Os valores finais estão entre parênteses sendo que os maiores do que zero estão em negrito.

	RECAPTURAS x IDADE DAS MARCAS															
datas	7-III	8-III	9-III	10-III	12-III	13-III	14-III	15-III	16-III	18-III	20-III	21-III	22-III	23-III	24-III	Smx
7-III	--															0
8-III	2.1 (2)	--														2
9-III	2.2 (4)	1.1 (1)	--													5
10-III	4.3 (12)	3.2 (6)	1.1 (1)	--												19
12-III	2.5 (10)	3.4 (12)	2.3 (6)	1.2 (2)	--											30
13-III	2.6 (12)	2.5 (10)	2.4 (8)	2.3 (6)	4.1 (4)	--										40
14-III	1.7 (7)	0.6 (0)	1.5 (5)	1.4 (4)	2.2 (4)	3.1 (3)	--									23
15-III	1.8 (8)	2.7 (14)	1.6 (6)	1.5 (5)	4.3 (12)	1.2 (2)	1.1 (1)	--								48
16-III	1.9 (9)	0.8 (0)	2.7 (14)	1.6 (6)	1.4 (4)	1.3 (3)	2.2 (4)	2.1 (2)	--							42
18-III	1.11 (11)	1.10 (10)	2.9 (18)	1.8 (8)	4.6 (24)	2.5 (10)	1.4 (4)	3.3 (9)	3.2 (6)	--						100
20-III	0.13 (0)	0.12 (0)	0.11 (0)	0.10 (0)	2.8 (16)	0.7 (0)	1.6 (6)	4.5 (20)	3.4 (12)	0.2 (0)	--					58
21-III	0.14 (0)	0.13 (0)	0.12 (0)	0.11 (0)	0.9 (0)	2.8 (16)	1.7 (7)	1.6 (6)	1.5 (5)	1.3 (3)	2.1 (2)	--				39
22-III	0.15 (0)	0.14 (0)	0.13 (0)	0.12 (0)	0.10 (0)	1.9 (9)	2.8 (16)	1.7 (7)	0.6 (0)	0.4 (0)	3.2 (6)	4.1 (4)	--			42
23-III	0.16 (0)	0.15 (0)	0.14 (0)	0.13 (0)	0.11 (0)	1.10 (10)	1.9 (9)	0.8 (0)	0.7 (0)	0.5 (0)	0.3 (0)	4.2 (8)	4.1 (4)	--		31
24-III	0.17 (0)	0.16 (0)	0.15 (0)	0.14 (0)	0.12 (0)	0.11 (0)	0.10 (0)	1.9 (9)	2.8 (16)	1.6 (6)	3.4 (12)	7.3 (21)	3.2 (6)	2.1 (2)	--	72
TO ⇒																551

Como neste ponto é necessário escolher uma taxa de sobrevivência para os cálculos, usaremos o valor de 0,70 nas treliças tipo III e IV (Tabelas 8.11 e 8.12).

Tabela 8.11.

Treliça tipo III, de aplicação do método FF, com os dados das treliça I e II, para calcular o valor de A1x, número total esperado, sobrevivido por todas as marcas nas amostras.

datas	7-III	8-III	9-III	10-III	12-III	13-III	14-III	15-III	16-III	18-III	20-III	21-III	22-III	23-III	24-III	A1x
10																7,00
8-III	7,00	10														11,90
9-III	4,90	7,00	11													15,63
10-III	3,42	4,90	7,70	10												12,75
12-III	1,68	2,40	3,77	4,90	13											17,94
13-III	1,18	1,68	2,64	3,43	9,01	11										20,32
14-III	0,82	1,18	1,85	2,40	6,37	7,70	9									20,52
15-III	0,58	0,82	1,29	1,68	4,46	5,39	6,30	12								22,72
16-III	0,40	0,58	0,91	1,18	3,12	3,77	4,41	8,40	10							16,06
18-III	0,20	0,28	0,44	0,58	1,53	1,85	2,16	4,12	4,90	10						12,78
20-III	0,10	0,14	0,22	0,28	0,75	0,91	1,06	2,02	2,40	4,90	11					16,63
21-III	0,07	0,10	0,15	0,20	0,52	0,63	0,74	1,41	1,68	3,43	7,70	11				19,36
22-III	0,05	0,07	0,11	0,14	0,37	0,44	0,52	0,99	1,18	2,40	5,39	7,70	11			21,23
23-III	0,03	0,05	0,07	0,10	0,26	0,31	0,36	0,69	0,82	1,68	3,77	5,39	7,70	9		21,16
24-III	0,02	0,03	0,05	0,07	0,18	0,22	0,25	0,48	0,58	1,18	2,64	3,77	5,34	6,30	11	

**Tabela 8.12.**

Treliça tipo IV, de aplicação do método FF, com os dados das treliça III, para calcular A2x, o número total de marcas sobreviventes, esperadas para recaptura nas amostras.

datas	7-III	8-III	9-III	10-III	12-III	13-III	14-III	15-III	16-III	18-III	20-III	21-III	22-III	23-III	24-III	A2x
8-III	10															7.00
9-III	7.00	10														16.80
10-III	9.80	7.00	11													27.79
12-III	10.29	9.80	7.70	10												38.11
13-III	8.40	9.60	11.31	9.80	13											45.34
14-III	7.08	8.4	10.56	10.29	9.01	11										52.11
15-III	5.74	7.08	9.25	9.60	12.74	7.70	9									57.18
16-III	4.64	5.74	7.74	8.40	13.38	10.78	6.50	12								62.70
18-III	3.60	4.64	6.37	7.08	12.48	11.31	8.82	8.4	10							62.83
20-III	2.20	2.80	3.96	4.64	9.18	9.25	8.64	12.36	9.80	10						56.43
21-III	1.30	1.68	2.42	2.80	6.00	6.37	6.36	10.10	9.60	9.80	11					56.03
22-III	0.98	1.30	1.80	2.20	4.68	5.04	5.18	8.46	8.40	10.29	7.70	11				58.75
23-III	0.75	0.98	1.43	1.68	3.70	3.96	4.16	6.93	7.08	9.60	10.48	7.70	11			62.17
24-III	0.48	0.75	0.98	1.3	2.86	3.11	3.24	5.52	5.74	8.40	11.31	10.78	7.70	9		64.82
24-III	0.34	0.48	0.75	0.98	2.16	2.42	2.50	4.32	4.64	7.03	10.56	11.31	10.78	6.50	11	64.82

Com os dados das treliças III e IV, consegue-se as estimativas de Mx (Tabela 8.13) cuja somatória será o valor de TE.

**Tabela 8.13.**

Treliça tipo V, de aplicação do método FF, com os dados das treliça III e IV, para calcular TE, o total esperado de marcas sobreviventes e os valores estimados de Mx.

DATAS	A2x	A1x	Ax	Mx
8-III	7.00	7.00	1.00	2.00
9-III	11.90	16.80	1.41	4.23
10-III	15.63	27.79	1.78	14.22
12-III	12.75	38.11	2.99	23.91
13-III	17.94	45.34	2.53	30.33
14-III	20.32	52.11	2.56	20.52
15-III	20.52	57.18	2.79	30.65
16-III	22.72	62.70	2.76	27.60
18-III	16.06	62.83	3.91	70.42
20-III	12.78	56.43	4.41	52.96
21-III	16.63	56.03	3.37	26.95
22-III	19.36	58.75	3.03	33.38
23-III	21.23	62.17	2.93	29.28
24-III	21.16	64.82	3.06	58.20
			<b>TE ⇨</b>	<b>424,69</b>

Como o TE é igual a 424,7 que é menor do que o TO, que foi de 551, isto significa que a estimativa da taxa de sobrevivência foi muito baixa. O próximo passo é repetir a mesma sequência, usando um valor maior da taxa de sobrevivência. Usando o valor de 0,85, obtemos um TE de 609,55, que é maior do que 551 (diferença de + 58,55). Agora sabemos que a taxa de sobrevivência deve estar entre 0,70 e 0,85.

Com esses dados é possível estimar a taxa de sobrevivência com maior precisão. No método original construía-se um gráfico onde eram colocados os valores das taxas de sobrevivência em função do TE. Com os dois pontos, traçava-se uma reta. Lendo-se o valor do TO no eixo x, encontraríamos a taxa de sobrevivência correspondente no eixo y, que no caso, ficaria entre 0,80 e 0,81. Usando o valor médio de 0,8050, obtemos uma diferença entre os valores de TO e TE de 5,98. Neste caso, as estimativas do total populacional são as melhores possíveis nesse método. Fazendo a iteração usando

um programa de computador o valor poderá ser mais preciso, chegando a uma diferença TO-TE de + 0,97.

Os valores de Mx obtidos são usados para fazer a estimativa do tamanho populacional em cada amostra (Tabela 8.14).

**Tabela 8.14.**

Treliza tipo VI, com os dados das trelizas II, III e IV. Taxa de sobrevivência assumida como 0,8101, resultado da iteração feita por computador no programa FF. A diferença TO - TE ficou igual a + 0,967.

amostra	DATAS	Mx	Rx	mx	$Nx = [(Rx + 1) / (mx + 1)] (Mx)$
1	8-III	8,10	10	2	41
2	9-III	14,66	11	2	54
3	10-III	20,79	10	6	26
4	12-III	20,21	13	6	33
5	13-III	26,90	11	8	25
6	14-III	30,70	9	7	35
7	15-III	32,16	12	7	35
8	16-III	35,78	10	6	36
9	18-III	30,04	10	7	17
10	20-III	26,28	11	6	24
11	21-III	30,20	11	6	41
12	22-III	33,37	11	6	33
13	23-III	35,95	9	6	32
14	24-III	36,41	11	8	21

Verifique que para valores da taxa de sobrevivência entre 0,80 e 0,81, a diferença entre os totais populacionais estimados é menor do que 10% (Tabela 8.15).

**Tabela 8.15.**

Resultados da aplicação do método de Fisher-Ford sobre a matriz SIMEST mostrando a variação das estimativas em função da variação da taxa de sobrevivência. A diferença mais próxima de zero (+0,97) foi obtida por iteração em computador pelo programa FF.

$\phi$	0,8000	0,8025	0,8050	0,8075	0,8101	0,8100	0,8125	0,8200
DIFERENÇA TO - TE	-12,70	-9,35	-5,98	-2,59		+0,83	+4,27	+14,73
7-III	0	0	0	0	0	0	0	0
8-III	40	40	40	40	41	41	41	41
9-III	53	53	53	54	54	54	54	55
10-III	25	26	26	26	26	26	26	27
11-III	0	0	0	0	0	0	0	0
12-III	32	32	32	32	33	33	33	34
13-III	24	24	24	24	25	25	25	26
14-III	33	34	34	35	35	35	35	36
15-III	34	34	34	35	35	35	35	37
16-III	34	35	35	35	36	36	36	37
17-III	0	0	0	0	0	0	0	0
18-III	16	16	16	16	17	17	17	18
19-III	0	0	0	0	0	0	0	0
20-III	22	23	23	24	24	24	24	26
21-III	39	40	40	41	41	41	42	44
22-III	32	32	32	33	33	33	33	34
23-III	31	31	31	32	32	32	33	34
24-III	20	20	20	21	21	21	21	22

Embora não haja um erro padrão para a estimativa, o intervalo de confiança pode ser obtido usando a mesma metodologia do método de LP, usando para isso o eCV. Os resultados para um nível de significância de 95% (Tabela 8.16) demonstram bem a precisão do método.

**Tabela 8.16.**

Intervalo de confiança da estimativa do tamanho populacional pelo método de FF usando o eCV. Taxa de sobrevivência assumida como 0,8101, resultado da iteração feita por computador no programa FF. Nível de significância de 95%.

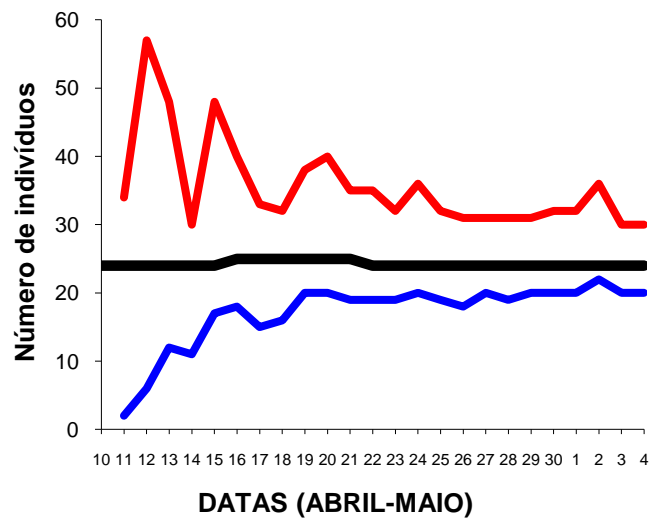
data	Nx	Lx	Bx	inferior	superior
7-III	-	0	41	-	-
8-III	41	8	21	-16	97
9-III	54	10	8	-7	115
10-III	26	5	-21	8	44
11-III	0	0	33	0	0
12-III	33	6	2	10	56
13-III	25	5	15	11	39
14-III	35	7	7	11	58
15-III	35	7	7	14	56
16-III	36	7	-29	14	58
17-III	0	0	17	0	0
18-III	17	3	-14	9	24
19-III	0	0	24	0	0
20-III	24	5	22	10	38
21-III	41	8	0	13	70
22-III	33	6	5	14	53
23-III	32	6	-5	12	52
24-III	21	4	-17	12	31

Na simulação SIMCON, feita sobre a população-modelo MATCON, mais estável que a anterior e submetida a um esforço amostral de 40%, os resultados foram um pouco melhores (Tabela 8.17; Figuras 8.3 e 8.4).

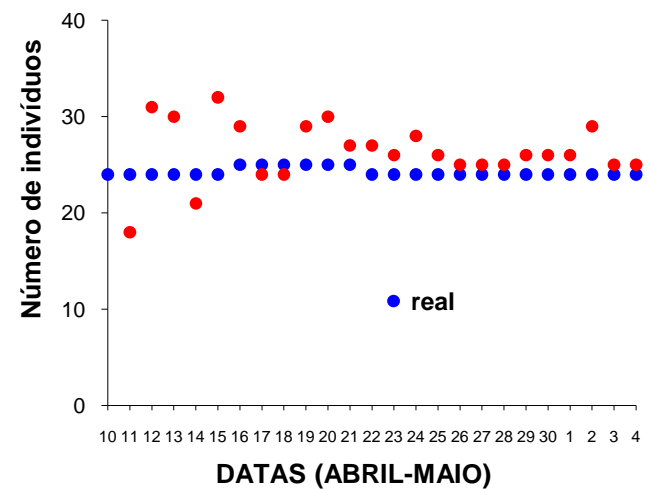
**Tabela 8.17.**

Resultados da simulação SIMCON com a aplicação do método de FF com correção de continuidade sobre a população-modelo MATCON. Nível de significância de 95%,  $p < 0,05$  (epN)(1,96). Integração da população entre a amostra 2 e  $n = 634$  indivíduos; média diária =  $25.4 \pm 0,0896$  indivíduos. Taxa de sobrevivência média diária = 1,0000.

amostra	DATA	N	intervalo inferior	intervalo superior	animais perdidos	animais ganhos
1	10-ABR	-	-	-	-	18
2	11-ABR	18	2	34	-0	13
3	12-ABR	31	6	57	-0	-1
4	13-ABR	30	12	48	-0	-10
5	14-ABR	21	11	30	-0	12
6	15-ABR	32	17	48	-0	-3
7	16-ABR	29	18	40	-0	-5
8	17-ABR	24	15	33	-0	-0
9	18-ABR	24	16	32	-0	5
10	19-ABR	29	20	38	-0	1
11	20-ABR	30	20	40	-0	-3
12	21-ABR	27	19	35	-0	-0
13	22-ABR	27	19	35	-0	-1
14	23-ABR	26	19	32	-0	2
15	24-ABR	28	20	36	-0	-2
16	25-ABR	26	19	32	-0	-1
17	26-ABR	25	18	31	-0	0
18	27-ABR	25	20	31	-0	-0
19	28-ABR	25	19	31	-0	1
20	29-ABR	26	20	31	-0	0
21	30-ABR	26	20	32	-0	0
22	1-MAI	26	20	32	-0	3
23	2-MAI	29	22	36	-0	-4
24	3-MAI	25	20	30	-0	0
25	4-MAI	25	20	30	-0	-25



**Figura 8.3.**  
Representação gráfica das estimativas do tamanho populacional em 25 dias sucessivos da população-modelo MATCON (dados da figura 152). A linha preta representa os valores reais e as linhas vermelha e azul o intervalo de confiança de 95% para eCV.



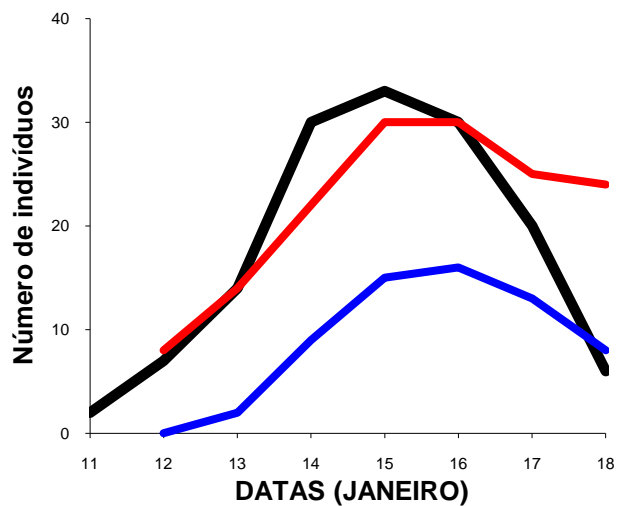
**Figura 8.4.**  
Representação gráfica das estimativas do tamanho populacional em 25 dias sucessivos da população-modelo MATCON (dados da figura 152). Diferença entre os totais estimados (círculos azuis) e os reais (círculos vermelhos).

Na simulação SIMVAR, feita sobre a população-modelo MATVAR, de crescimento rápido mas submetida a um esforço amostral de 100%, os resultados também não foram muito bons para algumas amostras (Tabela 8.18 e Figuras 8.5 e 8.6), mostrando que a premissa de fechamento populacional é bastante forte.

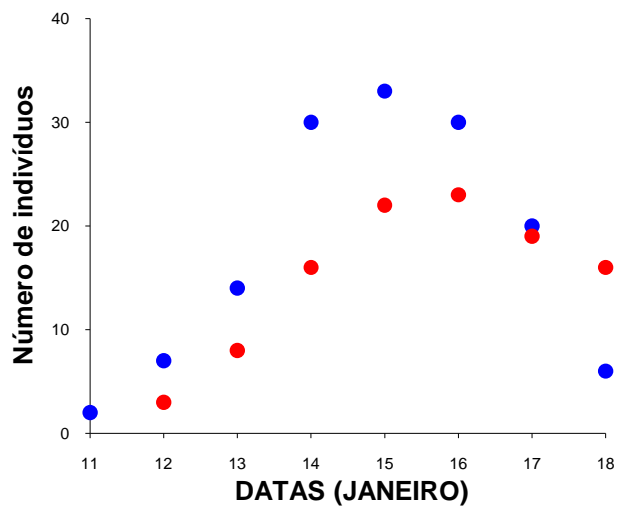
Tabela 8.18.						
Resultados da aplicação do método de FF com correção de continuidade sobre a população modelo MATVAR. Nível de significância de 95%, $p < 0,05$ (epN)(1,96). Integração da população entre a amostra 2 e n de 107,4 indivíduos; média diária = $13,4 \pm 1,8099$ indivíduos. Taxa de sobrevivência diária = 0,5929.						
amostra	DATA	N	intervalo inferior	intervalo superior	animais perdidos	animais ganhos
1	11jan	0	0	0	0	3
2	12jan	3	-1	8	1	6
3	13jan	8	2	14	3	11
4	14jan	16	9	22	6	13
5	15jan	22	15	30	9	10
6	16jan	23	16	30	9	5
7	17jan	19	13	25	8	5
8	18jan	16	8	24	7	-10

**Figura 8.5.**

Representação gráfica da estimativa do tamanho populacional em 8 dias sucessivos da população-modelo MATVAR (dados da tabela 4.81). A linha preta representa os valores reais e as linhas vermelha e azul o intervalo de confiança de 95% para eCV.

**Figura 8.6.**

Representação gráfica da estimativa do tamanho populacional em 8 dias sucessivos da população-modelo MATVAR (dados da tabela 4.81). Diferença entre os totais estimados (círculos brancos) e os reais (círculos negros).

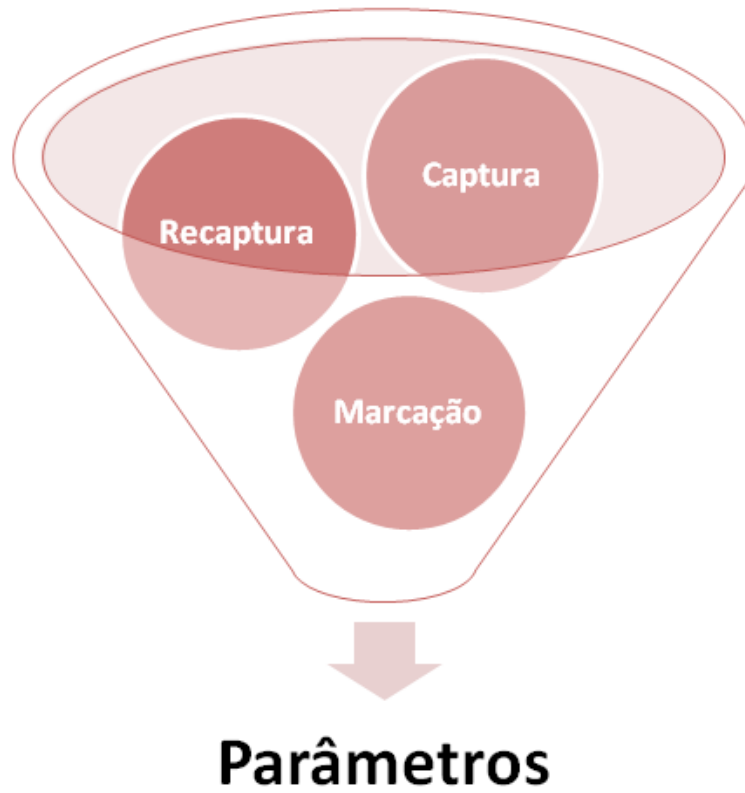


# **Parte 9**

## **Método**

### **de**

## **Jolly - Seber**



## 9.1. MÉTODO DE JOLLY-SEBER (JS)

A metodologia JS foi descrita originalmente por JOLLY (1965) e SEBER (1965) e apresentada detalhadamente em SEBER (1982). Esse método usa os dados de indivíduos coletados e marcados em uma amostra  $x$  e recapturados em datas subsequentes ( $x + n$  sendo  $n > x$ ). A grande vantagem é que ele é capaz de estimar um número maior de parâmetros do que os métodos de LP e FF. Esses parâmetros são a taxa de residência ou permanência diária (taxa de sobrevivência também é um termo usado, mas não é correto), taxa de perda, taxa de diluição, número de novos animais na população e a probabilidade de captura.

Este é um método estocástico (probabilístico), pois os parâmetros são derivados usando a teoria estatística da inferência. No método original, os parâmetros estimados são tidos como variáveis no tempo.

JOLLY (1982) enfatiza que, enquanto a taxa de sobrevivência é uma característica biológica, a probabilidade de captura é um parâmetro artificial, sobre o qual o coletor tem um controle razoável. Para populações moderadamente estáveis, por exemplo, o arranjo da densidade das armadilhas ou o esforço de captura relativamente constantes manteriam a probabilidade de coleta relativamente constante. No modelo original, tanto a taxa de sobrevivência como a probabilidade de captura podiam ser variáveis. Posteriormente, JOLLY (1982), esse modelo original foi melhorado para quatro situações diferentes (Tabela 9.1).

**Tabela 9.1.**  
Modificações do método original de Jolly-Seber (JOLLY, 1982).

modelo	taxa de sobrevivência	probabilidade de captura
A [original]	variável	variável
S [com correção de continuidade]	variável	variável
B	constante	variável
C	variável	constante
D	constante	constante

No mesmo ano, SEBER introduziu modificações para a correção de continuidade mas recomendou que os valores de  $m_x$  e  $r_x$  sejam maiores do que 10. Nesta publicação, as equações das estimativas originais, modificadas para continuidade, estão assinaladas com um til. O número de premissas depende da modificação usada. No modelo original e no com correção, as premissas são a 1, 2 e a 5; no modelo B a 1, 2, 5 e 7; no modelo C a 1, 2, 4 e 5 e no modelo D a 1, 2, 3, 4, 5 e 7.

O coração do método, está baseado na estimativa da proporção de recapturas e na estimativa do número de animais marcados na população, chamados de animais marcados à risco de serem capturados. A proporção de recapturas pode ser facilmente estimada obtendo uma amostra aleatória dos animais marcados e não marcados na população e fazendo sua razão. O número de animais marcados na população é conhecido pelo número dos  $m_x$  animais recapturados, ou seja já marcados anteriormente, mais o número  $M_x - m_x$  de novos animais, ou seja os ainda não marcados, por isto,  $M1 = 0$ . Logo após a amostra  $x$ , existirão dois grupos de indivíduos marcados, os  $M_x - m_x$  e os  $R_x$  liberados. Dos primeiros,  $Z_x$  são recapturados posteriormente e dos últimos  $r_x$  também são recapturados



posteriormente. Assumindo que a probabilidade de recaptura é a mesma para os dois grupos, deveremos esperar que as proporções:  $Z_x / (M_x - m_x)$  e  $r_x / R_x$  sejam aproximadamente iguais, ou seja,  $Z_x / (M_x - m_x) \cong r_x / R_x$  e isolando  $M_x$ , fica-se com a equação:  $\hat{M}_x = (R_x * Z_x) / r_x + m_x$ .

As recapturas são usadas nas estimativas de duas maneiras diferentes, uma em  $\alpha_x$ , como uma proporção dos animais previamente marcados em  $n_x$ , ou seja é uma proporção das recapturas presentes. A outra representa a razão das recapturas futuras. O total liberado  $R_x$  é usado porque é frequente a necessidade de eliminar alguns indivíduos da população no curso dos estudos devidos a razões diferentes. Quando todos os indivíduos coletados e marcados são liberados, os valores de  $n_x$  e  $R_x$  são iguais.

Para uma abordagem mais completa sobre a teoria do processo veja JOLLY (1965), SEBER (1982) e POLLOCK *et al.* (1990). As equações básicas, dos modelos A e S, são vistas a seguir (Tabela 9.2).

**Tabela 9.2.**

Parâmetros e estatísticas calculados no método de Jolly-Seber, modelo A (original) e modelo S, corrigido por SEBER (1982) que introduziu uma correção para continuidade.

#### ESTATÍSTICAS

$n_x$  = número total de indivíduos capturados na amostra  $x$ , incluindo as  $m_x$  recapturas (para  $x = 1, \dots, k$ ).

$r_x$  = número total dos  $R$  indivíduos soltos em  $x$  e recapturados posteriormente (para  $x = 1, \dots, k-1$ ).

$R_x$  = número de indivíduos coletados e liberados na amostra  $x$  (para  $x = 1, \dots, k$ ). Se nenhum indivíduo foi retido ou acidentalmente morto no processo de coleta, então esse valor será igual a  $n_x$ .

$z_x$  = número de indivíduos marcados antes e depois da amostra  $x$ , mas não capturados nela (para  $x = 2, 3, \dots, k-1$ ).

$m_x$  = número de indivíduos marcados anteriormente, recapturados na amostra  $x$  (para  $x = 1, \dots, k$ ).

$dx$  = número de dias entre a amostra  $x$  e  $x+1$  (para  $x = 1, \dots, k$ ).

#### PARÂMETROS

$\hat{\alpha}$  = estimativa da proporção de recapturas na amostra  $x$ .

$$\hat{\alpha}_x = (r_x / n_x) \text{ [Eq. 9.1]}$$

$\hat{M}_x$  = estimativa do total de indivíduos marcados na amostra  $x$  (para  $x = 1, 2, 3, \dots, k$  e  $m_1 > 0$ )

$$\hat{M}_x = ((R_x * Z_x) / r_x) + m_x \text{ [Eq. 9.2]}$$

$\tilde{M}_x$  = estimativa do total de indivíduos marcados na amostra  $x$  (para  $x = 1, 2, 3, \dots, k$  e  $m_1 > 0$ ) [SEBER, 1982]

$$\tilde{M}_x = (((R_x + 1) * z_x) / (r_x + 1)) + m_x \text{ [Eq. 9.3]}$$

$\hat{N}_x$  = estimativa do tamanho populacional na amostra  $x$  (para  $x = 1, 2, 3, \dots, k$ )

$$\hat{N}_x = ((\hat{M}_x * n_x) / m_x) = \hat{M}_x / \hat{\alpha}_x \text{ [Eq. 9.4]}$$

$\tilde{N}_x$  = estimativa do tamanho populacional na amostra  $x$  (para  $x = 1, 2, 3, \dots, k$ ) [SEBER, 1982]

$$\tilde{N}_x = (\tilde{M}_x * n_x + 1) / (m_x + 1) \text{ [Eq. 9.5]}$$

$se\hat{N}_x$  = estimativa do erro padrão da estimativa  $N$  na amostra  $x$

$$se\hat{N}_x = \text{RAIZ} (((\hat{N}_x - n_x) * ((\hat{M}_x - r_x + a_x) / \hat{M}_x) * (((1 / R_x) - (1 / m_x)) + ((1 - \hat{\alpha}_x) / r_x))) \text{ [Eq. 9.6]}$$

$\hat{p}_x$  = estimativa da probabilidade de captura para todos os indivíduos da população na amostra  $x$  (para  $x = 1, \dots, k$ )

$$\hat{p}_x = (m_x / \hat{M}_x) = n_x / \hat{N}_x \text{ [Eq. 9.7]}$$

$\tilde{p}_x$  = estimativa da probabilidade de captura para todos os indivíduos da população na amostra  $x$  (para  $x = 1, \dots, k$ ) [SEBER, 1982]

$$\bar{p}_x = m_x / \bar{M}_x \text{ [Eq. 9.8]}$$

$\hat{\phi}_x$  = estimativa da taxa de ganho (probabilidade de permanência ou sobrevivência) para todos os indivíduos, entre a amostra  $x$  e  $x + 1$  (para  $x = 1, 2, 3, \dots, k-1$ )

$$\hat{\phi}_x = (\hat{M}_x + 1) / (\hat{M}_x - m_x + R_x) \text{ [Eq. 9.9]}$$

$\bar{\phi}$  = estimativa da taxa de ganho (probabilidade de permanência ou sobrevivência) para todos os indivíduos, entre a amostra  $x$  e  $x + 1$  (para  $x = 1, 2, 3, \dots, k-1$ ) [SEBER, 1982]

$$\bar{\phi} = (\bar{M}_x + 1) / (\bar{M}_x - m_x + R_x) \text{ [Eq. 9.10]}$$

$ep(\hat{\phi}_x)$  = erro padrão da estimativa da taxa de ganho

$$ep(\hat{\phi}_x) = (\hat{\phi}_x)^2 * (((\hat{M}_x + 1 - r_x + 1) * (\hat{M}_x + 1 - r_x + 1 + m_x + 1)) / ((\hat{M}_x + 1)^2) * ((1 / R_x + 1) - (1 / m_x + 1))) \text{ [Eq. 9.11]}$$

$\hat{\eta}_x$  = estimativa da taxa de perda (por emigração e/ou morte) entre a amostra  $x$  e  $x + 1$ ; para  $x = 1, 2, 3, \dots, k-1$

$$\hat{\eta}_x = 1 - \hat{\phi}_x \text{ [Eq. 9.12]}$$

$\hat{B}_x$  = estimativa do número de novos indivíduos que entraram na população, entre a amostra  $x$  e a amostra  $x + 1$  e ainda presentes na população na amostra  $x+1$  (para  $x = 1, 2, 3, \dots, k-1$ )

$$\hat{B}_x = \hat{N}_x + 1 - \hat{\phi}_x * (\hat{N}_x - n_x + R_x) \text{ [Eq. 9.13]}$$

$\bar{B}_x$  = estimativa do número de novos indivíduos que entraram na população, entre a amostra  $x$  e a amostra  $x + 1$  e ainda presentes na população na amostra  $x+1$  (para  $x = 1, 2, 3, \dots, k-1$ ) [SEBER, 1982]

$$\bar{B}_x = \bar{N}_x + 1 - \bar{\phi}_x * (\bar{N}_x - n_x + R_x) \text{ [Eq. 9.14]}$$

$var \hat{B}_x$  = variância da estimativa do número de novos indivíduos que entraram na população, entre a amostra  $x$  e a amostra  $x + 1$  e ainda presentes na população na amostra  $x+1$  (para  $x = 1, 2, 3, \dots, k-1$ )

$$var \hat{B}_x = (((\hat{B}_x)^2 * (\hat{M}_x + 1 - m_x + 1) * (\hat{M}_x + 1 - m_x + 1 + R_x + 1)) / ((\hat{M}_x + 1)^2) * ((1 / (r_x + 1)) - (1 / (R_x + 1))) + ((\hat{M}_x - m_x) / (\hat{M}_x - m_x + R_x)) + \dots$$

$$... + (((\hat{\phi}_x * R_x * (1 - \hat{\alpha}_x)) / \hat{\alpha}_x)^2 * ((1 / r_x) - (1 / R_x)) + (((\hat{N}_x - n_x) * (\hat{N}_x + 1 - \hat{B}_x) * (1 - \hat{\alpha}_x) * (1 - \hat{\phi}_x)) / (\hat{M}_x - m_x + R_x)) * \dots$$

$$... * (((\hat{N}_x - n_x) * (\hat{N}_x + 1 - \hat{B}_x) * (1 - \hat{\alpha}_x) * (1 - \hat{\phi}_x)) / (\hat{M}_x - m_x + R_x)) * \hat{N}_x + 1 * (\hat{N}_x + 1 - n_x + 1) * ((1 - \hat{\alpha}_x + 1) / (\hat{\alpha}_x + 1)) + \dots$$

$$... + ((\hat{\phi}_x)^2 * (\hat{N}_x + 1 * (\hat{N}_x + 1 - \hat{N}_x)) * ((1 - \hat{\alpha}_x) / m_x)) \text{ [Eq. 9.15]}$$

$ep \hat{B}_x$  = erro padrão da estimativa do número de novos indivíduos que entraram na população, entre a amostra  $x$  e a amostra  $x + 1$  e ainda presentes na população na amostra  $x+1$  (para  $x = 1, 2, 3, \dots, k-1$ )

$$ep \hat{B}_x = RAIZ (var \hat{B}_x) \text{ [Eq. 9.16]}$$

$\hat{b}_x$  = estimativa da taxa de diluição entre a amostra  $x$  e a amostra  $x+1$ . Este parâmetro indica a “diluição” da população, provocada pela entrada de novos indivíduos.

$$\hat{b}_x = 1 / ((1 - (\hat{B}_x / \hat{N}_x + 1))) \text{ [Eq. 9.17]}$$

$\hat{b}_x$  = estimativa do número de indivíduos recrutados por dia entre as amostras  $x$  e  $x+1$ . [MATSUMOTO, 1985]

$$\hat{b}_x = \hat{B}_x / (RAIZ (\hat{\phi}_x / dx)) \text{ [Eq. 9.18]}$$

$\hat{S}$  = estimativa do número total de indivíduos recrutados em toda a geração. [MATSUMOTO, 1985]

$$\hat{S} = \sum (b_x * dx) = (\bar{B}_x / RAIZ (\bar{\phi}_x)) \text{ [Eq. 9.19]}$$

Para obtenção de intervalos de confiança, MANLY (1984) e KREBS (1989), sugerem transformações logarítmicas para parte dos dados. Neste caso, a estimativa modificada do total populacional na amostra  $x$ ,  $T_x$ , é dada pela equação 9.20.

$$T_x = \text{LN}(\hat{N}_x) + \text{LN}((\text{RAIZ}(1 - \hat{p}_x)) / (2 + (1 - \hat{p}_x)) / 2) \quad [\text{Eq. 9.20}]$$

O erro padrão dessa estimativa é dado pela equação 9.21.

$$\text{ep}T_x = \text{RAIZ}((\hat{M}_x - r_x + R_x + 1) / (\hat{M}_x + 1) / ((1 / m_x + 1) - (1 / R_x + 1)) + (1 / r_x + 1) - (1 / n_x + 1)) \quad [\text{Eq. 9.21}]$$

Para um intervalo de confiança de 95% teremos o intervalo superior  $\text{inf}T_x$ , dado pela equação 9.22 e o intervalo superior,  $\text{sup}T_x$ , dado pela equação 9.23.

$$\text{inf}T_x = T_x - (1,6)(\text{ep}T_x) \quad [\text{Eq. 9.22}]$$

$$\text{sup}T_x = T_x + (2,4)(\text{ep}T_x) \quad [\text{Eq. 9.23}]$$

Com isto teremos a condição vista abaixo, sendo que estes limites serão assimétricos em relação ao total estimado.

$$((4I + n_x) ^ 2) / 16I < N_x < ((4S + n_x) ^ 2) / 16S$$

Onde  $I = e ^ \text{inf}T_x$  e  $S = e ^ \text{sup}T_x$

Para a taxa de sobrevivência, a transformação proposta é dada pela equação 9.24.

$$\phi_x = \text{LN}((1 - \text{RAIZ}(\phi_x)) / (1 + \text{RAIZ}(1 - A_x \cdot \phi_x))) \quad [\text{Eq. 9.24}]$$

Onde:

$$A_x = C_x / (B_x + C_x) \quad [\text{Eq. 9.25}]$$

$$\hat{B}_x = (((((\hat{M}_x + 1) - (r_x + 1)) * ((\hat{M}_x + 1) - (r_x + 1) + (R_x + 1) + 1)) / (((\hat{M}_x + 1) + 1) ^ 2)) * ((1 / ((m_x + 1) + 1)) - (1 / ((R_x + 1) + 1)))) + ((\hat{M}_x - r_x + 1) / (\hat{M}_x - r_x + R_x + 1)) * ((1 / (m_x + 1)) - (1 / (R_x + 1))) \quad [\text{Eq. 9.26}]$$

$$C_x = 1 / (\hat{M}_x + 1) + 1 \quad [\text{Eq. 9.27}]$$

Os limites de confiança para 95% ficam:

$$\text{inf}t_x = \phi_{tx} - (\text{ep}T_x) * (1,9)$$

$$\text{sup}t_x = \phi_{tx} - (\text{ep}T_x) * (2,1)$$

Aqui teremos a condição:

$$(1 / A_x) * (1 - (((1 - I) ^ 2) / ((1 + I) ^ 2))) < \phi_{tx} < (1 - (((1 - S) ^ 2) / ((1 + S) ^ 2)))$$

Onde:

$$I = e^{-\inf T x}$$

$$S = e^{\sup T x}$$

Sendo que estes limites serão assimétricos em relação ao total estimado.

Nos trabalhos de JOLLY (1965) e SEBER (1982) não está claro o que é considerado uma recaptura. Aqui, usaremos o proposto por BLOWER *et al.* (1981), que consideram como recapturas válidas no método de JS apenas as últimas de uma série. As estatísticas necessárias às estimativas são extraídas da matriz de campo, e colocadas em uma matriz de recapturas. Desta matriz, os dados são colocados nas treliças treliças tipo I e II (Tabelas 9.3 e 9.4).

**Tabela 9.3.**

Exemplo de treliça tipo I, para cálculos no método de Jolly-Seber para 5 amostragens.

$x$  = número da amostra.

$n_x$  = número total de indivíduos capturados na amostra  $x$ , incluindo as  $m_x$  recapturas (para  $x = 1, \dots, k$ )

$r_x$  = número total dos  $R$  indivíduos soltos em  $x$  e recapturados posteriormente (para  $x = 1, \dots, k-1$ )

$R_x$  = número de indivíduos coletados e liberados na amostra  $x$  (para  $x = 1, \dots, k$ ). Se nenhum indivíduo foi retido ou acidentalmente morto no processo de coleta, então esse valor será igual a  $n_x$

$z_x$  = número de indivíduos marcados antes e depois da amostra  $x$ , mas não capturados nela (para  $x = 2, 3, \dots, k-1$ )

$m_x$  = número de indivíduos marcados anteriormente, recapturados na amostra  $x$  (para  $x = 1, \dots, k$ )

	( $n_x$ )	( $R_x$ )	( $x_1$ )	( $x_2$ )	( $x_3$ )	( $x_4$ )	( $x_5$ )	( $m_x$ )
( $x_1$ )	$n_1$	$R_1$						$m_1 = 0$
( $x_2$ )	$n_2$	$R_2$	$r(x_1)(x_2)$					$m_2 = r(x_1)$
( $x_3$ )	$n_3$	$R_3$	$r(x_1)(x_3)$	$r(x_2)(x_3)$				$m_3 = r(x_1) + (x_2)$
( $x_4$ )	$n_4$	$R_4$	$r(x_1)(x_4)$	$r(x_2)(x_4)$	$r(x_3)(x_4)$			$m_4 = r(x_1) + (x_2) + (x_3)$
( $x_5$ )	$n_5$	$R_5$	$r(x_1)(x_5)$	$r(x_2)(x_5)$	$r(x_3)(x_5)$	$r(x_4)(x_5)$		$m_5 = r(x_1) + (x_2) + (x_3) + (x_4)$
			$r(x)$	$r_1 = \sum r(x_1)$	$r_2 = \sum r(x_2)$	$r_3 = \sum r(x_3)$	$r_4 = \sum r(x_4)$	$r_5 = 0$

**Tabela 9.4.**

Exemplo de treliça tipo II, para cálculos no método de Jolly-Seber para 5 amostragens.

	AMOSTRAS	( $x_1$ )	( $x_2$ )	( $x_3$ )	( $x_4$ )	( $x_5$ )
( $x_1$ )						
( $x_2$ )		$r(x_1)(x_2)$				
( $x_3$ )		$r(x_1)(x_3)$	$r(x_2)(x_3)$			
( $x_4$ )		$r(x_1)(x_4)$	$r(x_2)(x_4)$	$r(x_3)(x_4)$		
( $x_5$ )		$r(x_1)(x_5)$	$r(x_2)(x_5)$	$r(x_3)(x_5)$	$r(x_4)(x_5)$	
$z(x)$	$z_1 = 0$	$z_2$	$z_3$	$z_4$	$z_5 = 0$	

A colocação dos dados na treliça tipo I não é difícil, por exemplo,  $r(x_2)(x_3)$  indica uma recaptura da amostra 2 na amostra 3. As operações restantes são apenas somatórios.

O mais complicado é obter os valores de  $z_x$  na treliça tipo II. Verifique que neste caso,  $z_2$  será igual a  $r(x_1)(x_3) + r(x_1)(x_4) + r(x_1)(x_5)$ ,  $z_3 = r(x_1)(x_4) + r(x_2)(x_4) + r(x_1)(x_5) + r(x_2)(x_5)$  e  $z_4 = r(x_1)(x_5) + r(x_2)(x_5) + r(x_3)(x_5)$ . A espessura das linhas na treliça indica quais as recapturas válidas. Um outro ponto importante é que a coluna de  $z_x$  começa na posição 2, ou seja,  $z_2$  está na mesma coluna de  $x_1$ .

Para exemplificar melhor, usaremos a matriz SIMEST (Tabela 5.1). Os dados dela são colocados em uma nova matriz de recapturas (Tabela 9.5).

Tabela 9.5.

Reavaliação da matriz SIMEST, mostrando as recapturas válidas para o método de Jolly-Seber. O caráter X em cada coluna indica de que amostra é a recaptura.

n° da amostra data n° do indivíduo	→ → ↓	1 7-III	2 8-III	3 9-III	4 10-III	5 12-III	6 13-III	7 14-III	8 15-III	9 16-III	10 18-III	11 20-III	12 21-III	13 22-III	14 23-III	15 24-III
12		X	-	X	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
16		X	X	-	X	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
17		-	-	X	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-
18		X	X	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
24		-	-	X	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-
26		X	-	-	-	-	-	X	X	-	-	-	-	-	-	-
27		X	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
28		-	-	X	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-
29		-	X	-	X	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-
32		-	-	-	X	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-
33		X	-	-	-	X	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-
34		-	X	-	X	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-
36		-	X	-	-	X	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-
37		X	-	-	X	-	X	-	-	X	X	-	-	-	-	-
38		-	-	X	-	X	-	-	X	-	X	-	-	-	-	-
39		-	-	-	-	X	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-
40		-	-	X	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
42		-	X	-	-	X	X	-	-	-	X	-	-	-	-	-
43		-	-	X	-	-	-	X	-	X	X	-	-	-	-	-
44		-	-	-	-	X	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-
47		-	-	-	-	-	X	X	-	-	-	-	-	-	-	-
49		-	-	-	-	X	-	-	-	-	X	X	-	-	-	-
50		-	-	-	-	X	X	X	-	-	-	-	-	-	-	-
51		-	-	-	-	-	-	X	-	X	-	X	-	-	-	-
54		-	-	-	-	-	X	-	X	-	-	-	X	-	-	-
55		-	-	-	-	-	X	X	-	-	-	-	X	X	X	-
56		-	-	-	-	X	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-
57		-	-	-	-	X	-	-	X	X	X	X	-	-	-	-
58		-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	X	-	X	-	-
64		-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	X	-	-
65		-	-	-	-	-	-	-	X	X	-	X	-	-	-	X
66		-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	X	-	-	X
67		-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	X	-	-	-	-
68		-	-	-	-	-	-	-	X	-	X	-	-	-	-	-
72		-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	X	-
73		-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	X	-	-	X
74		-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	X
76		-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	X	-
78		-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	X	X	-	X
84		-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	X	X	-	X
85		-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	X	X	X
92		-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	X	X
98		-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	X	-

Os dados da matriz SIMEST e da matriz de recapturas são colocados nas treliças I (Tabela 9.6) e II (Tabela 9.7).

Tabela 9.6.

Treliça tipo I, de aplicação do método de JS usando as matrizes SIMEST (Tabela 5.1) e de recapturas (Tabela 5.2), para a obtenção das estatísticas,  $n_x$ ,  $r_x$ ,  $R_x$  e  $m_x$ .  $x$  = número da amostra;  $n_x$  = número total de indivíduos capturados na amostra  $x$ , incluindo as  $m_x$  recapturas;  $r_x$  = número total dos  $R$  indivíduos soltos em  $x$  e recapturados posteriormente;  $R_x$  = número de indivíduos coletados e liberados na amostra  $x$ ;  $m_x$  = número de indivíduos marcados anteriormente, recapturados na amostra  $x$ .

	( $n_x$ )	( $R_x$ )	7-III	8-III	9-III	10-III	12-III	13-III	14-III	15-III	16-III	18-III	20-III	21-III	22-III	23-III	24-III	( $m_x$ )	#
7-III	10	10	7-III															0	1
8-III	10	10	2	8-III														2	2
9-III	11	11	1	1	9-III													2	3
10-III	10	10	2	3	1	10-III												6	4
12-III	13	13	1	2	2	1	12-III											6	5
13-III	11	11	0	0	2	2	4	13-III										8	6
14-III	9	9	1	0	1	1	1	3	14-III									7	7
15-III	12	12	0	0	0	1	4	1	1	15-III								7	8
16-III	10	10	0	0	1	0	0	1	2	2	16-III							6	9
18-III	10	10	0	0	0	0	1	1	0	2	3	18-III						7	10
20-III	12	11	0	0	0	0	0	0	0	2	2	2	20-III					6	11
21-III	11	11	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	2	21-III				6	12
22-III	11	11	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	4	22-III			6	13
23-III	9	9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	4	2	23-III		6	14
24-III	11	11	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3	2	2	24-III	8	15
$r(x) \rightarrow$			7	6	7	5	10	6	5	7	6	3	4	9	6	2	0		
AMOSTRAS $\rightarrow$			1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15		

Tabela 9.7.

Treliça tipo II de aplicação do método de JS usando a matriz de recaptura (Tabela 9.6), para a obtenção da estatística  $z_x$ .

$x$  = número da amostra;  $z_x$  = número de indivíduos marcados antes e depois da amostra  $x$ , mas não capturados nela (para  $x = 2, 3, \dots, k-1$ ).

↓ AMOSTRAS →		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	
1																
7-III																
8-III	2	7-III														
9-III	3	1	8-III													
10-III	4	2	3	9-III												
12-III	5	1	2	2	10-III											
13-III	6	0	0	2	2	12-III										
14-III	7	1	0	1	1	1	13-III									
15-III	8	0	0	0	1	4	1	14-III								
16-III	9	0	0	1	0	0	1	2	15-III							
18-III	10	0	0	0	0	1	1	0	2	16-III						
20-III	11	0	0	0	0	0	0	0	2	2	18-III					
21-III	12	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	20-III				
22-III	13	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	21-III			
23-III	14	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	22-III		
24-III	15	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3	2	23-III	
z(x-1) →		0	5	9	10	9	11	10	8	9	8	5	3	6	6	0
		z1	z2	z3	z4	z5	z6	z7	z8	z9	z10	z11	z12	z13	z14	z15

Os dados das Tabelas 9.4, 9.5 e 9.6, são colocados em uma nova tabela (Tabela 9.8) com as estatísticas básicas para a computação dos parâmetros populacionais.

**Tabela 9.8.**

Resultados intermediários da aplicação do método de JS sobre a matriz SIMEST.

m(x) = total de recapturas em x; r(x) = total marcado em x e recapturado posteriormente; R(x) = total coletado, marcado e liberado; n(x) = total coletado; z(x) = total marcado à risco.

data	n(x)	R(x)	m(x)	r(x)	z(x)
7-III	10	10	7	0	0
8-III	10	10	6	2	5
9-III	11	11	7	2	9
10-III	10	10	5	6	10
12-III	13	13	10	6	9
13-III	11	11	6	8	11
14-III	9	9	5	7	10
15-III	12	12	7	7	8
16-III	10	10	6	6	9
18-III	10	10	3	7	8
20-III	12	11	4	6	5
21-III	11	11	9	6	3
22-III	11	11	6	6	6
23-III	9	9	2	6	6
24-III	11	11	0	8	0

Os parâmetros foram calculados segundo as equações modificadas por SEBER (1982). As estimativas dos totais populacionais (Tabela 9.9), para um nível de confiança de 95%, indicam que o intervalo de confiança só não abrangeu a amostra 12, do dia 21-III.

**Tabela 9.9.**

Método de JS, estimativas do tamanho da população-modelo MATEST em cada amostra, para um nível de significância de 95%.

AMOSTRA	DATA	N	epN	CV%	intervalo de confiança 95%	
					valor inferior	valor superior
2	8-III	38	49	64,76	-57	133
3	9-III	65	83	65,53	-98	227
4	10-III	38	30	40,12	-21	97
5	12-III	36	23	32,53	-9	80
6	13-III	35	23	33,11	-10	80
7	14-III	29	20	35,03	-10	68
8	15-III	33	22	33,95	-10	75
9	16-III	32	23	36,31	-13	76
10	18-III	39	37	49,63	-35	112
11	20-III	35	31	45,64	-26	95
12	21-III	17	10	31,06	-3	37
13	22-III	28	21	37,65	-12	68
14	23-III	35	43	62,19	-49	119
		$\bar{x} = 35,4$	$\bar{x} = 10,626$			

Os dados da tabela 9.9 são melhor visualizados nos gráficos (Figuras 9.1 e 9.2). Verifique que as estimativas de N, foram menores do que os totais reais (Figura 9.3) indicando uma tendência de subestimativa.

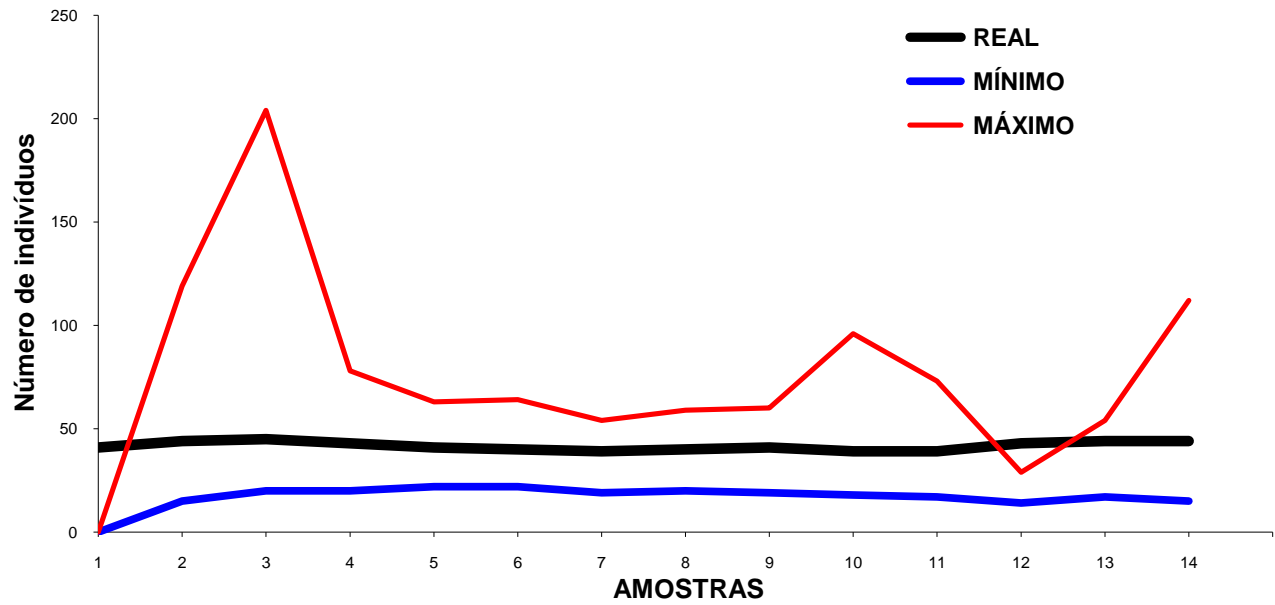


Figura 9.1.

Gráfico das estimativas do tamanho da população-modelo MATEST em cada amostra, para um nível de significância de 95% com a aplicação do método de Jolly-Seber. A linha preta indica os valores reais e as linhas azul e vermelha representa a faixa de erro para o intervalo de confiança de 95%. JS original.

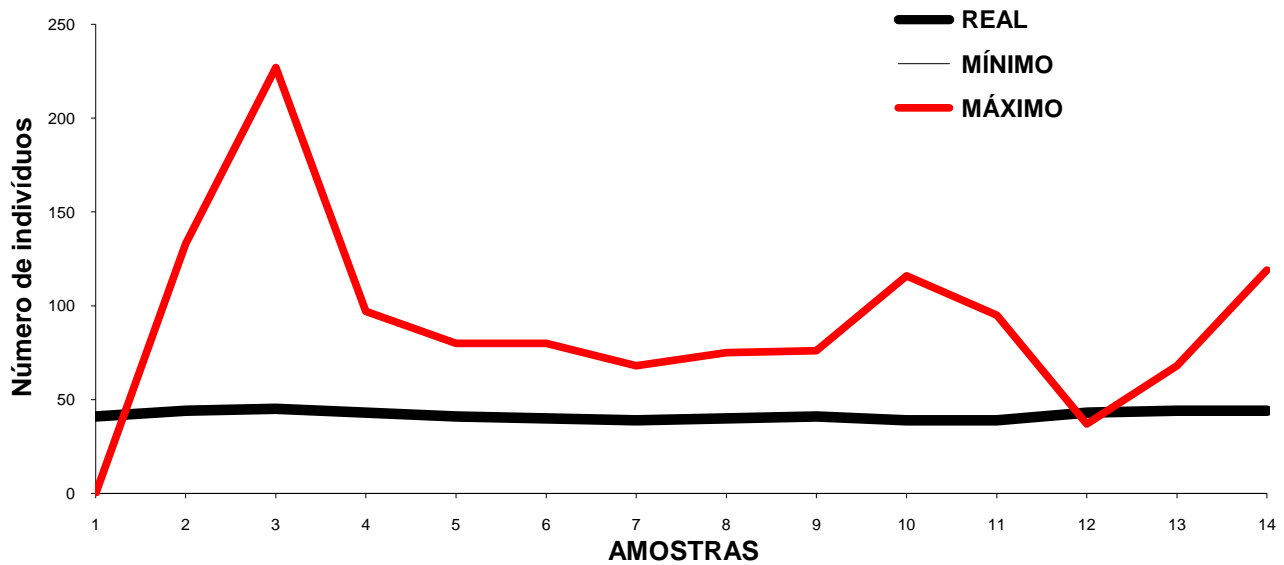


Figura 9.2.

Gráfico das estimativas do tamanho da população-modelo MATEST em cada amostra, para um nível de significância de 95% com a aplicação do método de Jolly-Seber. A linha preta indica os valores reais e as linhas azul e vermelha representa a faixa de erro para o intervalo de confiança de 95%. JS com correção de SEBER.



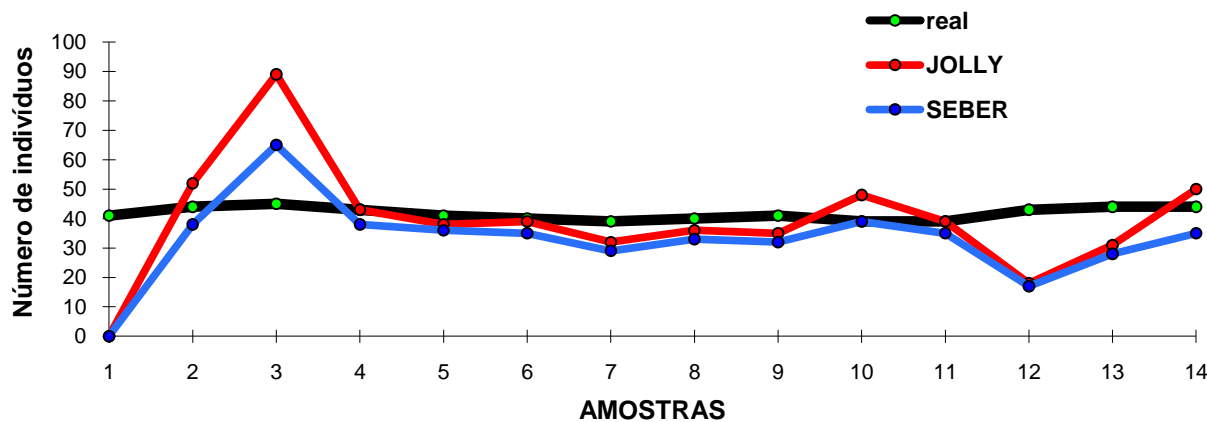


Figura 9.3.

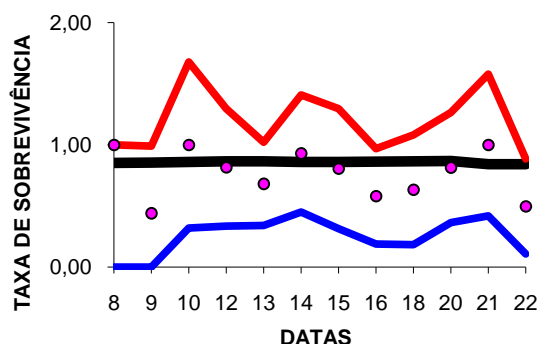
Comparação entre os métodos de JOLLY e SEBER das estimativas do tamanho da população-modelo MATEST em cada amostra com a diferença indicada pelas linhas coloridas.

Verifique que na Tabela 9.9, alguns valores inferiores do intervalo de confiança são negativos, mas não têm nenhum significado biológico, devendo ser plotados no gráfico com um valor de zero.

Também nos demais parâmetros, algumas estimativas foram negativas devido a estrutura dos dados mas em nenhum caso elas têm qualquer significado biológico, devendo pois ser desprezadas.

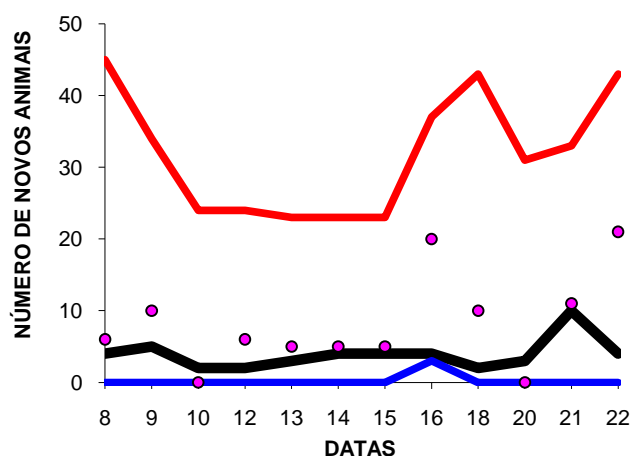
As estimativas da taxa de permanência diária para um nível de confiança de 95% indicam sempre um intervalo válido em todas as amostras (Tabela 9.10 e Figura 9.4).

Tabela 9.10_										
Método de JS, estimativas de parâmetros populacionais da população-modelo MATEST em cada amostra, para um nível de significância de 95%.										
#	DATA	Mx	αx	βx	ρx	φx	ep φx	ηx	Bx	ep Bx
2	8-III	24,3	0,600	-0,128	0,26152	1,518	2,30	-0,518	6	39
3	9-III	43,0	0,636	-0,080	0,17054	0,441	0,55	0,559	10	24
4	10-III	20,7	0,500	0,126	0,26332	1,089	0,68	-0,089	-6	24
5	12-III	28,0	0,769	-0,142	0,36480	0,816	0,48	0,333	6	18
6	13-III	20,7	0,545	0,147	0,31048	0,682	0,34	0,318	5	18
7	14-III	17,5	0,556	0,169	0,30857	0,930	0,48	0,070	5	18
8	15-III	20,0	0,583	0,052	0,36923	0,806	0,49	0,194	5	17
9	16-III	20,1	0,600	0,057	0,31593	0,580	0,39	0,420	20	33
10	18-III	14,0	0,300	0,358	0,25974	0,633	0,45	0,367	10	31
11	20-III	13,3	0,364	0,202	0,34739	0,815	0,45	0,336	-11	22
12	21-III	14,1	0,818	-0,246	0,64815	1,009	0,58	-0,009	11	12
13	22-III	16,3	0,545	0,065	0,39401	0,497	0,39	0,503	21	38
14	23-III	10,6	0,222	0,463	0,25541	0,000	0,00	1,000	0	0
Σ ⇒									65	
médias ⇒ (ep)(1,96)		20,2	0,541	0,08	0,32839	0,818	0,63	0,268	6,83	24,5

**Figura 9.4.**

Resultados da simulação SIMEST com a aplicação do método de JS sobre a população-modelo MATEST. Estimativas das taxas de sobrevivência diária para o intervalo de confiança de 95%. %. Os círculos indicam as estimativas e as linhas vermelha e azul o intervalo inferior e superior, comparadas com o valor real (linha verde).

O problema é que a precisão não é muito boa, pois neste caso, pequenas variações de  $\phi x$  indicam grandes variações no tempo de permanência. O mesmo aconteceu com as estimativas do número de novos indivíduos na população (Figura 9.5).

**Figura 9.5.**

Resultados da simulação SIMEST com a aplicação do método de JS sobre a população-modelo MATEST. Estimativas do número de novos indivíduos entre as amostra  $x$  e  $x+1$  para o intervalo de confiança de 95%. Os círculos indicam as estimativas e as linhas vermelha e azul o intervalo inferior e superior, comparadas com o valor real (linha verde).

Os parâmetros totais (Tabela 9.11) indicam uma taxa de permanência, cuja média geométrica foi de 0,7730 que indica uma permanência média de 3,9 dias. O valor real nestas mesmas datas foi de 0,8589, ( $s=0,0090$ ;  $n=12$ ) correspondentes a uma permanência média de 7,18 dias ou a uma média geométrica de 6,2 dias. O total de indivíduos na população, integrado para as 12 amostras válidas, foi de  $458 \pm 26$  (392 a 524) dias, para um valor real de 498 para os mesmos 12 dias. O total médio diário foi de  $35,4 \pm 5,8$  indivíduos e portanto dentro do intervalo do valor real de  $41,7 \pm 1,2$ . A proporção de recapturas variou entre 0,22 e 0,82, com uma média de 0,54. A probabilidade de captura variou entre 0,17 e 0,64 com uma média aritmética de 0,33 ( $\pm 0,11$ ). Eles refletem perfeitamente os esforços de captura nas simulações, que foram em torno de 30%.

**Tabela 9.11.**

Resultados da simulação SIMEST com a aplicação do método de JS sobre a população-modelo MATEST. Parâmetros populacionais totais, segundo JOLLY (1965).

Média aritmética da taxa de permanência = 0,8179 [Para 12 amostras válidas].  
 Média aritmética da taxa de mortalidade = 0,1821  
 Expectativa de vida [seg. FISHER & FORD, 1947] = 5,49 dias  
 Expectativa de vida [seg. COOK, BROWER & CROZE, 1965] = 4,97 dias  
 Média geométrica da taxa de permanência = 0,7730 [Para 12 amostras válidas]  
 Média geométrica da taxa de mortalidade = 0,2270  
 Expectativa de vida [seg. FISHER & FORD, 1947] = 4,4058 dias  
 Expectativa de vida [seg. COOK, BROWER & CROZE, 1965] = 3,88 dias  
 Total integrado [Somatória dos N] = 458 ± 66

Os resultados da simulação SIMCON sobre a população-modelo MATCON são mais consistentes (Tabela 9.12).

**Tabela 9.12.**

Resultados da simulação SIMCON com a aplicação do método de Jolly-Seber, com correção para continuidade sobre a população modelo MATCON. Média aritmética da taxa de permanência = 0,9681 [Para 22 amostras válidas], média aritmética da taxa de mortalidade = 0,03186; expectativa de vida [seg. FISHER & FORD, 1947] = 31,4 dias; expectativa de vida [seg. COOK, BROWER & CROZE, 1965] = 30,9 dias; média geométrica da taxa de permanência = 0,9486 [Para 22 amostras válidas]; média geométrica da taxa de mortalidade = 0,05135; expectativa de vida [seg. FISHER & FORD, 1947] = 19,5 dias; expectativa de vida [seg. COOK, BROWER & CROZE, 1965] = 19,0 dias; integração da população entre as amostras 2 e n-1, 554 ± 8,1 indivíduos. Intervalo de confiança de 95%,  $p < 0,05$  (ep) \* (1,96).

AMOSTRA	N	epN	intervalo inferior	intervalo superior
2	19	12	-4	42
3	34	25	-14	83
4	28	13	3	54
5	24	10	5	43
6	24	10	5	43
7	27	11	5	49
8	24	10	5	43
9	24	10	5	43
10	24	10	5	43
11	24	10	5	43
12	24	10	5	43
13	24	10	5	43
14	24	10	5	43
15	24	10	5	43
16	24	10	5	43
17	24	10	5	43
18	25	10	5	46
19	24	11	4	45
20	24	11	3	45
21	21	10	2	41
22	19	9	2	36
23	25	15	-5	55
24	18	11	-4	41

Todas as estimativas estiveram dentro da faixa dos valores reais (Figura 9.6) e as estimativas pontuais do tamanho populacional também foram bem próximas aos valores reais (Figura 9.7) variando no máximo 75% em algumas amostras do início e do começo da série. Nove das 25 estimativas tiveram o mesmo valor do tamanho real da população. Os outros parâmetros também foram, de forma geral, mais consistentes (Tabela 9.13).

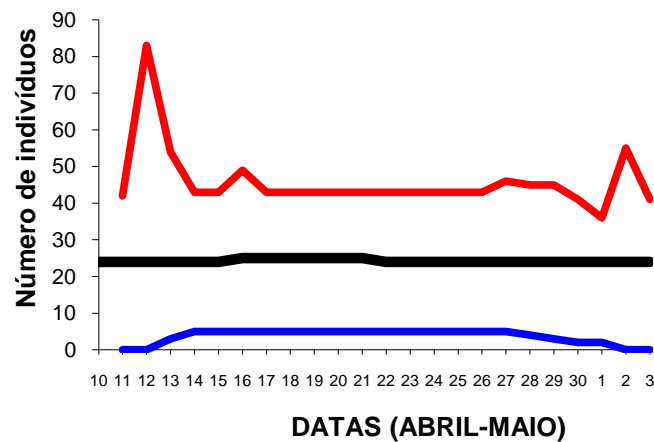


Figura 9.6.

Representação gráfica do tamanho populacional em 25 dias sucessivos da população-modelo MATCON (dados da tabela 4.92). A linha verde representa os valores reais e a vermelha e a azul o intervalo de confiança de 95% para eCV.

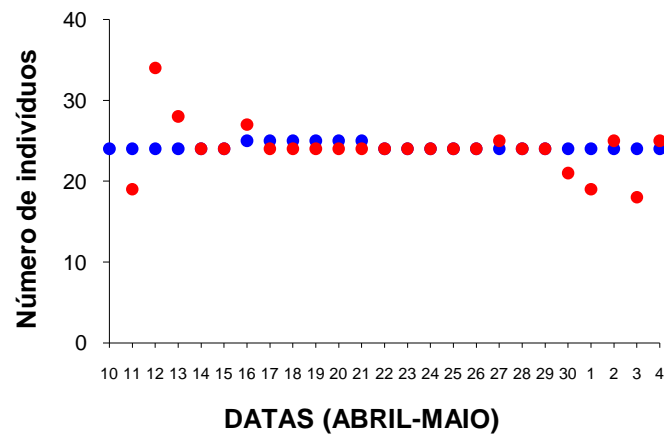


Figura 9.7.

Representação gráfica do tamanho populacional em 25 dias sucessivos da população-modelo MATCON (dados da tabela 4.92). Diferença entre os totais estimados (círculos vermelhos) e os reais (círculos azuis).

Tabela 9.13.

Resultados da simulação SIMCON com a aplicação do método de Jolly-Seber, com correção para continuidade sobre a população modelo MATCON. Intervalo de confiança de 95%,  $p < 0,05$  (ep) \* (1,96). Outros parâmetros populacionais importantes.

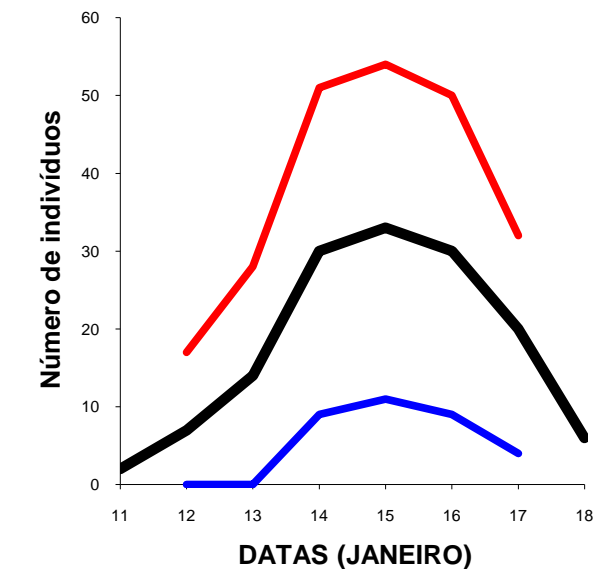
#	DATA	Mx	$\alpha x$	$\beta x$	$\phi x$	ep $\phi x$	1- $\phi x$	Bx	epBx	px
2	11-ABR	19,2	1,000	-0,353	1,784	1,266	-0,784	0	1	0,52174
3	12-ABR	34,2	1,000	-0,213	0,828	0,592	0,172	0	0	0,29240
4	13-ABR	28,3	1,000	-0,118	0,847	0,274	0,153	-0	0	0,38824
5	14-ABR	24,0	1,000	0,000	1,000	0,000	0,000	0	0	0,37500
6	15-ABR	24,0	1,000	0,000	1,045	0,105	-0,045	2	3	0,41667
7	16-ABR	25,1	0,917	0,007	0,920	0,155	0,080	-1	3	0,44160
8	17-ABR	24,0	1,000	0,000	1,000	0,000	0,000	0	0	0,37500
9	18-ABR	24,0	1,000	0,000	1,000	0,000	0,000	0	0	0,37500
10	19-ABR	24,0	1,000	0,000	1,000	0,000	0,000	0	0	0,50000
11	20-ABR	24,0	1,000	0,000	1,000	0,000	0,000	0	0	0,37500
12	21-ABR	24,0	1,000	0,000	1,000	0,000	0,000	0	0	0,41667
13	22-ABR	24,0	1,000	0,000	1,000	0,000	0,000	0	0	0,37500
14	23-ABR	24,0	1,000	0,000	1,000	0,000	0,000	0	0	0,41667
15	24-ABR	24,0	1,000	0,000	1,000	0,000	0,000	0	0	0,33333
16	25-ABR	24,0	1,000	0,000	1,000	0,000	0,000	0	0	0,41667
17	26-ABR	24,0	1,000	0,000	0,958	0,080	0,042	2	4	0,33333
18	27-ABR	23,0	0,909	0,050	0,917	0,111	0,083	1	6	0,43841
19	28-ABR	22,0	0,889	0,055	0,870	0,138	0,130	3	6	0,36818
20	29-ABR	20,0	0,818	0,107	0,864	0,143	0,136	1	6	0,45833
21	30-ABR	19,0	0,875	0,065	0,950	0,096	0,050	-1	4	0,37427
22	1-MAI	19,0	1,000	0,000	0,789	0,183	0,211	10	12	0,47368
23	2-MAI	15,0	0,556	0,269	0,526	0,225	0,474	5	10	0,36000
24	3-MAI	10,0	0,500	0,389	0,000	0,000	1,000	0	0	0,54545

Na simulação SIMVAR feita sobre a população-modelo MATVAR, todas as estimativas de tamanho populacional (Tabela 9.14) estiveram dentro da faixa real (Figura 9.8). As estimativas pontuais (Figura 9.9) também apresentaram valores iguais ou muito próximos dos reais.

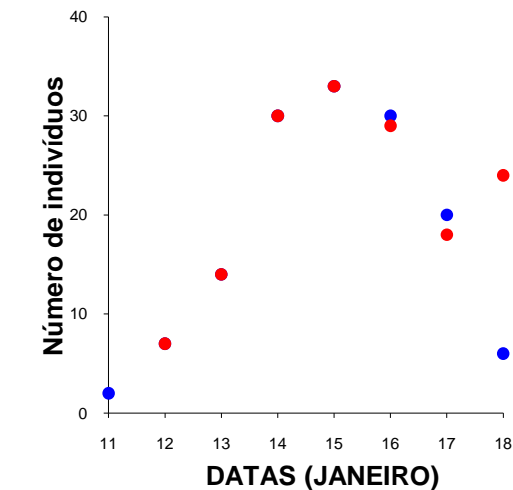
Tabela 9.14.

Resultados da simulação SIMVAR com a aplicação do método de Jolly-Seber, com correção para continuidade sobre a população modelo MATVAR. Média aritmética da taxa de permanência = 1,01671 [Para 5 amostras válidas], média aritmética da taxa de mortalidade = -0,01671; expectativa de vida [seg. FISHER & FORD, 1947] = -59,8 dias; expectativa de vida [seg. COOK, BROWER & CROZE, 1965] = -60,34; média geométrica da taxa de permanência = 0,7675 [Para 5 amostras válidas]; média geométrica da taxa de mortalidade = 0,2325; expectativa de vida [seg. FISHER & FORD, 1947] = 4,3 dias; expectativa de vida [seg. COOK, BROWER & CROZE, 1965] = 3,8 dias; integração da população entre as amostras 2 e n-1, 130 ± 4,4 indivíduos. Intervalo de confiança de 95%, p < 0,05 (ep) \* (1,96).

AMOSTRA	N	epN	intervalo inferior	intervalo superior
2	7	5	-3	17
3	14	7	-0	28
4	30	11	9	51
5	33	11	11	54
6	29	10	9	50
7	18	7	4	32



**Figura 9.8.**  
Representação gráfica do tamanho populacional em 8 dias sucessivos da população-modelo MATVAR. A linha verde representa os valores reais e as linhas vermelha e azul o intervalo de confiança de 95% para eCV.



**Figura 9.9.**  
Representação gráfica do tamanho populacional em 8 dias sucessivos da população-modelo MATVAR. Diferença entre os totais estimados (círculos azuis) e os reais (círculos vermelhos).

Os outros parâmetros populacionais (Tabela 9.15) também estiveram dentro de uma faixa aceitável.

**Tabela 9.15.**

Resultados da simulação SIMVAR com a aplicação do método de Jolly-Seber, com correção para continuidade sobre a população modelo MATVAR. Intervalo de confiança de 95%,  $p < 0,05$  (ep) \* (1,96). Outros parâmetros populacionais importantes.

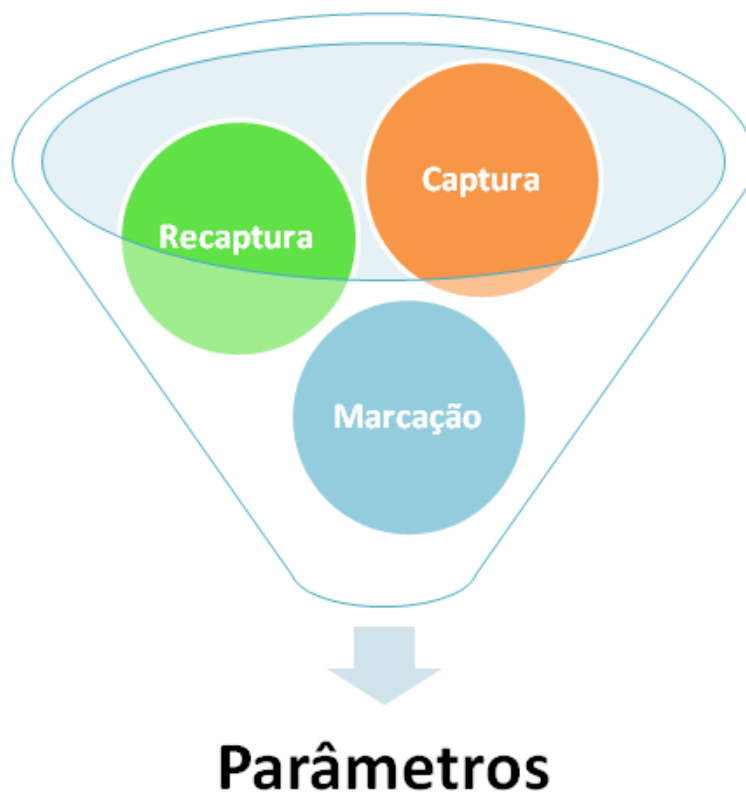
#	DATA	Mx	$\alpha x$	$\beta x$	$\phi x$	ep $\phi x$	1- $\phi x$	Bx	epBx	px
2	12jan	6,0	0,857	-1,939	1,857	0,000	-0,857	1	0	1,02083
3	13jan	13,0	0,929	-1,156	1,714	0,000	-0,714	6	0	1,00513
4	14jan	24,0	0,800	-0,831	0,767	0,151	0,233	10	0	1,00806
5	15jan	23,0	0,697	0,054	0,545	0,170	0,455	12	0	1,01279
6	16jan	18,0	0,600	0,234	0,200	0,143	0,800	12	0	1,02151
7	17jan	6,0	0,300	0,700	0,000	0,000	1,000	0	0	1,11111

# **Parte 10**

## **Método**

### **de**

## **Manly- Parr**



## 10.1. MÉTODO DE MANLY-PARR (MP)

Nesse método, proposto por MANLY (1965) e MANLY & PARR (1968), os animais marcados à risco, ou seja, presentes na população na amostra  $x$ , coletados e marcados anteriormente na amostra  $x-1$  e só recapturados na amostra  $x+1$ , são importantes na estimativa do total populacional na data. Esse método é mais parcimonioso, estimando além do total populacional e seu erro, apenas a taxa de sobrevivência diária e número de novos animais na população. Uma vantagem, é que neste método, a taxa de sobrevivência é tida como dependente da idade. As premissas são as de número 1, 2, 3, 4 e 5.

Todas as estimativas são dependentes da estimativa de  $p_x$ , que é a proporção de captura na amostra  $x$ , e que é uma medida da intensidade amostral.

Se  $p_x$  foi estimado, então o tamanho populacional será dado pela razão  $n_x / p_x$ . Assumindo-se que  $a_x$  seja o número de indivíduos capturados tanto em  $x$  como em  $x+1$  e que  $\phi_x$  seja a taxa de sobrevivência do dia  $x$  ao dia  $x+1$ , então teremos que  $a_x = r_x \phi_x p_{x+1}$ . Isso significa que dos  $r_x$  indivíduos liberados no dia  $x$ , uma proporção  $\phi_x$  sobreviverá até o dia  $x+1$ , quando então a proporção  $p_{x+1}$  será capturada. Assim teremos uma estimativa da taxa de sobrevivência que será dada pela equação:  $\hat{\phi}_x = a_x / (r_x * p_{x+1})$ .

Em uma amostra qualquer, existem  $N_x$  indivíduos que podem ser divididos em quatro classes diferentes  $W, X, Y$  e  $Z$ , com seus *status* mostrado na Tabela 10.1.

**Tabela 10.1.**  
Classes de enquadramento dos indivíduos, em relação ao status de marcação, no método de MP.

	<b>capturado em <math>x</math></b>	<b>não capturado em <math>x</math></b>	<b>TOTAIS</b>
indivíduo capturado pelo menos uma vez antes e depois de $x$ .	$C_x$ [W]	$C_x - C_x$ [X]	$C_x$ [W-X]
indivíduo não capturado antes de $x$ e/ou não capturado depois de $x$	$n_x - C_x$ [Y]	$N_x - C_x - n_x + C_x$ [Z]	$N_x - C_x$ [Y-Z]
<b>TOTAIS</b>	$n_x$	$N_x - n_x$	$N_x$

Em outras palavras, essa classificação divide a população na amostra  $x$ , em duas categorias, e todos os indivíduos são membros ou de uma ou de outra, mas nunca das duas. Dentro de cada grupo, a razão dos coletados e não coletados deve ser aproximadamente igual, ficando:  $W_x / X_x \approx Y_x / Z_x \approx n_x / (N_x - n_x)$ . As estatísticas e parâmetros (Tabela 10.2) derivam desta relação.



**Tabela 10.2.**  
Parâmetros e estatísticas calculados no método de Manly-Parr.

#### ESTATÍSTICAS

$n_x$  = total de indivíduos coletados na amostra  $x$ , incluindo as recapturas.

$$n_x = \sum C + \sum X + \sum R \quad [\text{Eq. 10.1}]$$

$R_x$  = total de indivíduos coletados, marcados e liberados na amostra  $x$ .

$$R_x = |\sum C + \sum X + \sum R| - \text{retidos} \quad [\text{Eq. 10.2}]$$

$r_x$  = total de indivíduos recapturados na amostra  $x$ .

$$r_x = \sum R + \sum U \quad [\text{Eq. 10.3}]$$

$z_x$  = total de indivíduos marcados à risco na amostra  $x$ , ou seja, não presentes em  $x$ , mas presentes em  $x-1$  ou anterior e em  $x+1$ , ou posterior.

$$Z_x = \sum P \quad [\text{Eq. 10.4}]$$

$m_x$  = total de indivíduos presentes na amostra  $x$  e  $x+1$ .

#### PARÂMETROS

$\hat{p}_x$  = estimativa da intensidade amostral na amostra  $x$ .

$$\hat{p}_x = r_x / (r_x + z_x) \quad [\text{Eq. 10.5}]$$

$\hat{N}_x$  = estimativa do total populacional na amostra  $x$ .

$$\hat{N}_x = (n_x / p_x) = (n_x * (r_x + z_x)) / r_x \quad [\text{Eq. 10.6}]$$

$ep\hat{N}_x$  = erro padrão da estimativa  $N$  na amostra  $x$ .

$$ep\hat{N}_x = \text{RAIZ} (((\hat{N}_x * (\hat{N}_x - n_x)) * (\hat{N}_x - (r_x + z_x))) / (\hat{N}_x * (r_x + z_x))) \quad [\text{Eq. 10.7}]$$

$\hat{\phi}_x$  = estimativa da taxa de ganho (probabilidade de permanência ou sobrevivência) entre a amostra  $x$  e  $x+1$ ; para  $x = 1, 2, 3, \dots, k-1$ .

$$\hat{\phi}_x = m_x / (n_x * (p_x + 1)) \quad [\text{Eq. 10.8}]$$

$\hat{B}_x$  = estimativa do número de novos animais na população, entre a amostra  $x$  e a amostra  $x+1$ ; para  $x = 1, 2, 3, \dots, k-1$ .

$$\hat{B}_x = \hat{N}_{x+1} - \hat{\phi}_x * \hat{N}_x \quad [\text{Eq. 10.9}]$$

Para a computação dos dados, os valores da matriz de campo saem direto, como na pequena matriz de exemplo (Tabela 10.3).

**Tabela 10.3.**

Matriz de exemplo, tipo m x n, com os dados do status de cada indivíduo em cada amostragem para uso do método de MP.

n° do indivíduo	amostras				
	1	2	3	4	5
1	-	C	U	-	-
2	C	R	P	U	-
3	C	R	P	U	-
4	-	-	C	P	U
5	C	P	P	P	U
6	-	C	R	P	U
estatísticas	-	-	X	-	-
$nx = [\sum C + \sum X]$	3	4	4	2	3
$Rx = nx$ (menos o total de indivíduos retidos)	3	4	4	2	3
$zx = [\sum P]$	0	1	3	3	0
$rx = [\sum R]$	0	2	2	2	3
$mx = [\sum \text{dos presentes em } x \text{ e } x+1]$	0	2	2	0	0

Usando os dados da simulação SIMEST (Tabela 5.1) e das estatísticas dela derivadas (Tabela 5.2), obtemos as estatísticas necessárias à computação dos dados (Tabela 10.4).

**Tabela 10.4.**

Estatísticas básicas derivadas da matriz de campo (Tabela 5.1). As linhas hachuradas são as datas sem coletas. Códigos segundo a figura 5.1. (-) caráter de preenchimento, antes de 1 (se existir) e depois de 4 ou 5, se existir; (C) indivíduo capturado pela primeira vez; (P) indivíduo presente (por que foi recapturado posteriormente) mas não coletado na amostra; (R) recaptura intermediária; (U) recaptura final; (X) indivíduo coletado uma única vez; (TOTAL) total coletado na amostra incluindo as recapturas; (% P) porcentagem de marcados à risco em relação ao total; (NMP) número mínimo presente na população (igual ao total + marcados à risco).

#	datas	nx	zx	rx	Rx	mx
1	7-III	10	0	0	10	
2	8-III	10	5	2	10	
3	9-III	11	9	2	11	
4	10-III	10	10	6	10	
-	11-III	-	15	-	-	
5	12-III	13	9	6	13	
6	13-III	11	11	8	11	
7	14-III	9	10	7	9	
8	15-III	12	8	7	12	
9	16-III	10	9	6	10	
-	17-III	-	15	-	-	
10	18-III	10	8	7	10	
-	19-III	-	12	-	-	
11	20-III	12	5	6	11	
12	21-III	11	3	6	11	
13	22-III	11	6	6	11	
14	23-III	9	6	6	9	
15	24-III	11	0	8	11	

Os parâmetros (Tabela 10.5) foram calculados segundo as equações acima. As estimativas dos totais populacionais (Figura 10.1 A), para um nível de confiança de 95%, indicam que o intervalo de confiança só não abrangeu a amostra 12, do dia 21-III, como no método de Jolly-Seber. As estimativas de N, variaram em torno dos totais reais (Figura 10.1 B). Também aqui, alguns valores inferiores do intervalo de confiança e do número de novos animais são negativos, mas não têm nenhum significado biológico, devendo ser plotados no gráfico com um valor de zero. O mesmo vale para a taxa de sobrevivência com valores superiores a 1, que devem se tomadas como iguais a 1.

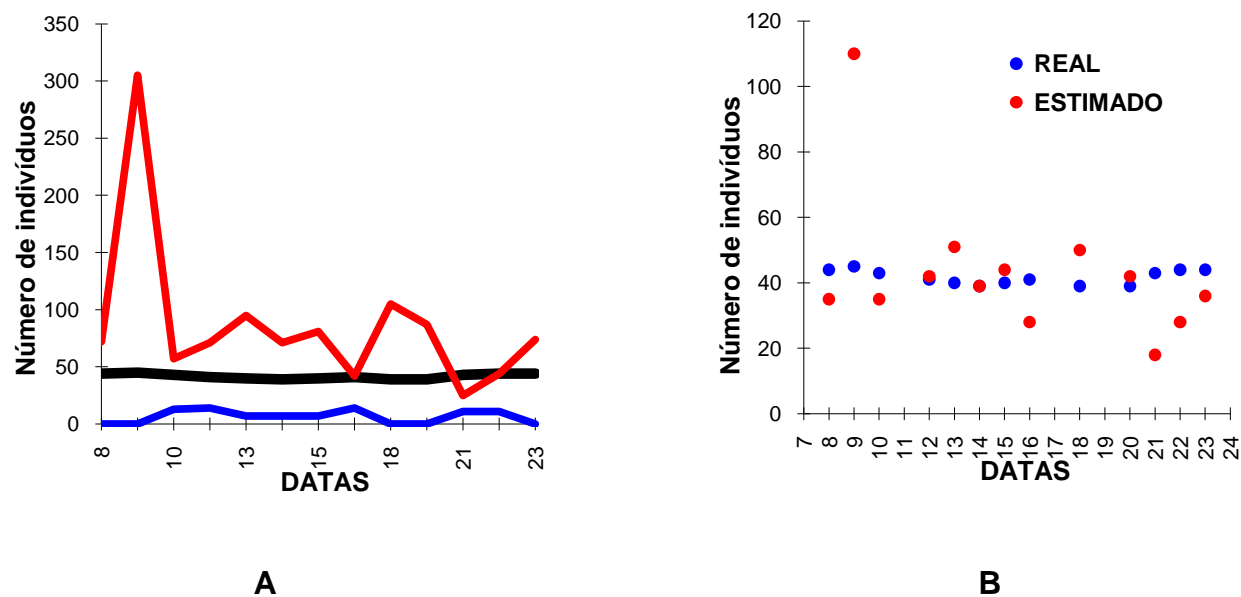
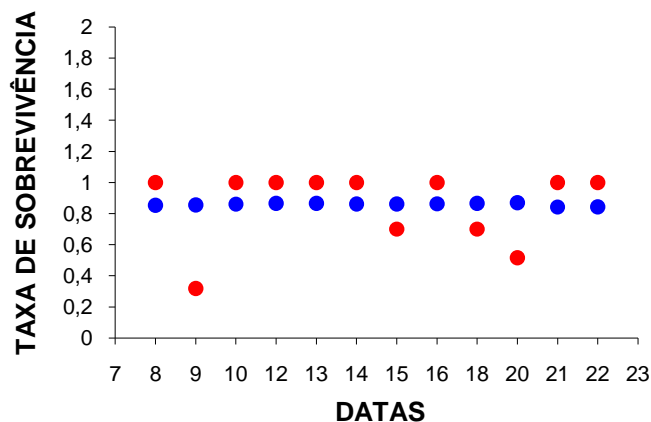


Figura 10.1.

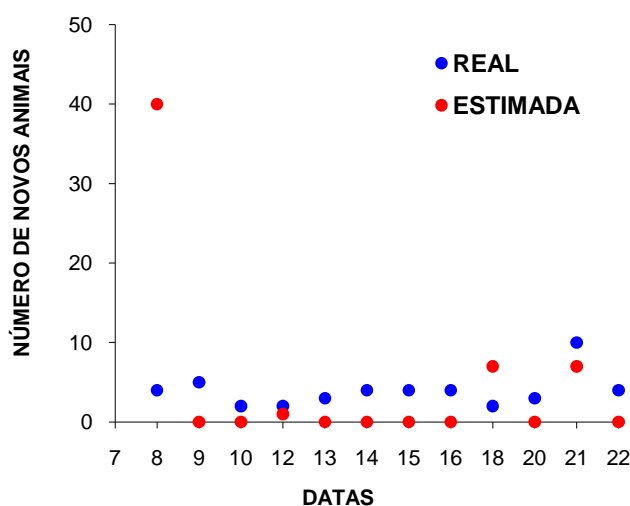
Resultados da simulação SIMEST com a aplicação do método de Manly-Parr sobre a população-modelo MATEST. Gráfico das estimativas do tamanho da população-modelo MATEST em cada amostra, para um nível de significância de 95%. (A) A linha preta indica os valores reais, as linhas azul e vermelha representam a faixa de erro para o intervalo de confiança de 95%. (B) Diferença entre os totais estimados (círculos brancos) e os totais reais (círculos negros).

Tabela 10.5.									
Resultados da simulação SIMEST com a aplicação do método de Manly-Parr sobre a população-modelo MATEST. Parâmetros populacionais.									
#	DATA	$\hat{N}_x$	$ep\hat{N}_x$	valor inferior	valor superior	CV%	$\hat{p}_x$	$\hat{\phi}_x$	$\hat{B}_x$
2	8-MAR	35	18,7	-2	72	53,4	0,2857	2,0000	40
3	9-MAR	110	99,5	-85	305	90,4	0,1000	0,3182	0
4	10-MAR	35	11,5	13	57	32,7	0,2857	1,3000	-3
5	12-MAR	42	14,6	14	71	34,6	0,3077	1,1983	1
6	13-MAR	51	22,4	7	95	43,6	0,2143	1,1818	-21
7	14-MAR	39	16,1	7	71	41,3	0,2308	1,2222	-4
8	15-MAR	44	18,8	7	81	42,6	0,2727	0,7000	-3
9	16-MAR	28	7,1	14	42	25,3	0,3571	2,5000	-20
10	18-MAR	50	28,3	-5	105	56,6	0,2000	0,7000	7
11	20-MAR	42	22,9	-3	87	54,5	0,2857	0,5164	-4
12	21-MAR	18	3,6	11	25	20,2	0,6250	1,1364	7
13	22-MAR	28	8,5	11	44	30,9	0,4000	1,4545	-4
14	23-MAR	36	19,4	-2	74	54,0	0,2500	0,0000	0

As estimativas da taxa de permanência diária (Figura 10.2) só podem ser comparadas pontualmente pois não há uma estimativa do erro. A precisão, no caso, não foi muito boa, quando comparada à obtida pelo método de JS. O mesmo aconteceu com as estimativas do número de novos indivíduos na população (Figura 10.3).

**Figura 10.2.**

Estimativas das taxas de sobrevivência diária. Os círculos brancos indicam as estimativas e os negros os valores reais.

**Figura 10.3.**

Estimativas do número de novos indivíduos entre as amostra x e x+1. Os círculos brancos indicam as estimativas e os negros os valores reais.

Os parâmetros totais (Tabela 10.6) indicam uma taxa de permanência, cuja média geométrica foi de 0,91 que indica uma permanência média de 3,9 dias. O valor real nestas mesmas datas foi de 0,8589, ( $s=0,0090$ ;  $n=12$ ) correspondentes a uma permanência de 7,1 dias.

**Tabela 10.6.**

Resultados da simulação SIMEST com a aplicação do método de Manly-Parr sobre a população-modelo MATEST. Parâmetros populacionais totais.

Média aritmética da taxa de permanência = 1,0251 [Para 9 amostras válidas].  
 Média aritmética da taxa de mortalidade = 0,0251  
 Expectativa de vida [seg. FISHER & FORD, 1947] = -39,77 dias  
 Expectativa de vida [seg. COOK, BROWER & CROZE, 1965] = -40, 27 dias  
 Média geométrica da taxa de permanência = 0,9155 [Para 9 amostras válidas]  
 Média geométrica da taxa de mortalidade = 0,0845  
 Expectativa de vida [seg. FISHER & FORD, 1947] = 11,83 dias  
 Expectativa de vida [seg. COOK, BROWER & CROZE, 1965] = 11,32 dias  
 Total integrado [Somatória dos N] = 515  $\pm$  13

O total de indivíduos na população, integrado para as 12 amostras válidas foi de  $558 \pm 22$  (536 a 580) dias, para um valor real de 498 para os mesmos 12 dias.

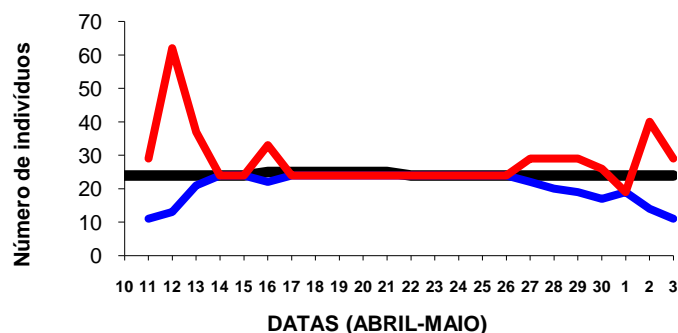
A proporção de recapturas variou entre 0,10 e 0,62, com uma média de 0,29. Refletindo perfeitamente os esforços de captura nas simulações, que foram em torno de 30%.

Os resultados da simulação SIMCON sobre a população-modelo MATCON (Tabela 10.7; Figura 99) mostram bem a grande precisão do método quando o esforço amostral é razoável e a população estável.

**Tabela 10.7.**

Resultados da simulação SIMCON, com a aplicação do método de Manly-Parr sobre a população-modelo MATCON. Média aritmética da taxa de permanência = 2,2700 [Para 22 amostras válidas]; média aritmética da taxa de mortalidade = -1,2700; Expectativa de vida [seg. FISHER & FORD, 1947] = -0,8737; expectativa de vida [seg. COOK, BROWER & CROZE, 1965] = -1,2198; média geométrica da taxa de permanência = 2,2005 [Para 22 amostras válidas]; média geométrica da taxa de mortalidade = -1,2005; expectativa de vida [seg. FISHER & FORD, 1947] = -0,8330; expectativa de vida [seg. COOK, BROWER & CROZE, 1965] = -1,2679; total populacional integrado  $564 \pm 1,7$  indivíduos.

#	DATA	N	ep(N)	intervalo inferior	intervalo superior	CV%	px	$\phi x$	Bx
1	10-ABR	0	0,00000	0	0	0,00000	0,00000	0,00000	20,00000
2	11-ABR	20	4,47214	11	29	22,36068	0,50000	1,87500	0,00000
3	12-ABR	38	12,43734	13	62	33,16625	0,26667	1,05000	-10,50000
4	13-ABR	29	4,19472	21	37	14,52718	0,38095	1,93939	-32,00000
5	14-ABR	24	0,00000	24	24	0,00000	0,37500	2,40000	-33,60000
6	15-ABR	24	0,00000	24	24	0,00000	0,41667	2,30000	-27,60000
7	16-ABR	28	2,67881	22	33	9,70582	0,43478	2,22222	-37,33334
8	17-ABR	24	0,00000	24	24	0,00000	0,37500	2,66667	-40,00000
9	18-ABR	24	0,00000	24	24	0,00000	0,37500	2,00000	-24,00000
10	19-ABR	24	0,00000	24	24	0,00000	0,50000	2,66667	-40,00000
11	20-ABR	24	0,00000	24	24	0,00000	0,37500	2,40000	-33,60000
12	21-ABR	24	0,00000	24	24	0,00000	0,41667	2,66667	-40,00000
13	22-ABR	24	0,00000	24	24	0,00000	0,37500	2,40000	-33,60000
14	23-ABR	24	0,00000	24	24	0,00000	0,41667	3,00000	-48,00000
15	24-ABR	24	0,00000	24	24	0,00000	0,33333	2,40000	-33,60000
16	25-ABR	24	0,00000	24	24	0,00000	0,41667	3,00000	-48,00000
17	26-ABR	24	0,00000	24	24	0,00000	0,33333	2,30000	-29,90001
18	27-ABR	25	1,81356	22	29	7,16822	0,43478	2,50000	-38,50000
19	28-ABR	25	2,32681	20	29	9,40127	0,36364	1,97531	-24,44444
20	29-ABR	24	2,57667	19	29	10,54093	0,45000	2,22078	-32,57143
21	30-ABR	22	2,30603	17	26	10,61988	0,36842	1,84722	-21,11111
22	1-MAI	19	0,00000	19	19	0,00000	0,47368	3,00000	-30,00000
23	2-MAI	27	6,57267	14	40	24,34323	0,33333	1,11111	-10,00000
24	3-MAI	20	4,47214	11	29	22,36068	0,50000	0,00000	0,00000
25	4-MAI	0	0,00000	0	0	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000



**Figura 99.**

Resultados da simulação SIMCON, com a aplicação do método de Manly-Parr sobre a população-modelo MATCON. Representação gráfica do tamanho populacional em 25 dias sucessivos da população-modelo MATCON). A linha preta indica os valores reais, as linhas azul e vermelha representam a faixa de erro para o intervalo de confiança de 95% do eCV.

Os resultados da simulação SIMVAR sobre a população-modelo MATVAR (Tabela 10.8 e Figuras 100 e 101) também foram excepcionalmente precisos com o esforço amostral de 100%.

Tabela 10.8.

Resultados da simulação SIMVAR com a aplicação do método de Manly-Parr sobre a população-modelo MATVAR. Média aritmética da taxa de permanência = 0,3992 [Para 5 amostras válidas]; média aritmética da taxa de mortalidade = 0,6008 Expectativa de vida [seg. FISHER & FORD, 1947] = 1,7; expectativa de vida [seg. COOK, BROWER & CROZE, 1965] = 1,1; média geométrica da taxa de permanência = 0,3883 [Para 5 amostras válidas]; média geométrica da taxa de mortalidade = 0,6117; expectativa de vida [seg. FISHER & FORD, 1947] = 1,6 dias; expectativa de vida [seg. COOK, BROWER & CROZE, 1965] = 1,1 dias; total populacional integrado 134 ± 0,0 indivíduos.

#	DATA	N	ep(N)	intervalo inferior	intervalo superior	CV%	px	φx	Bx
1	11jan	-	-	-	-	-	-	-	7
2	12jan	7	0,00	7	7	0,00	1,00	0,2857	12
3	13jan	14	0,00	14	14	0,00	1,00	0,4286	24
4	14jan	30	0,00	30	30	0,00	1,00	0,3000	24
5	15jan	33	0,00	33	33	0,00	1,00	0,5151	13
6	16jan	30	0,00	30	30	0,00	1,00	0,4667	6
7	17jan	20	0,00	20	20	0,00	1,00	0,0000	0
8	18jan	-	-	-	-	-	-	-	-

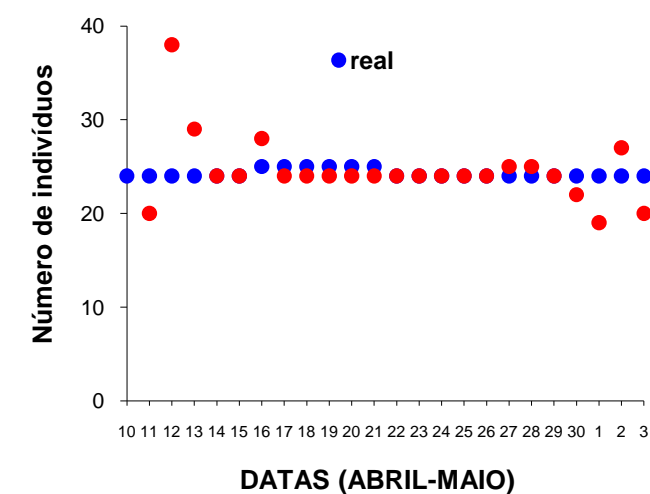


Figura 100. Resultados da simulação SIMCON, com a aplicação do método de Manly-Parr sobre a população-modelo MATCON. Representação gráfica do tamanho populacional em 25 dias sucessivos da população-modelo MATCON (dados da figura 192). Diferença entre os totais estimados (círculos brancos) e os reais (círculos negros).

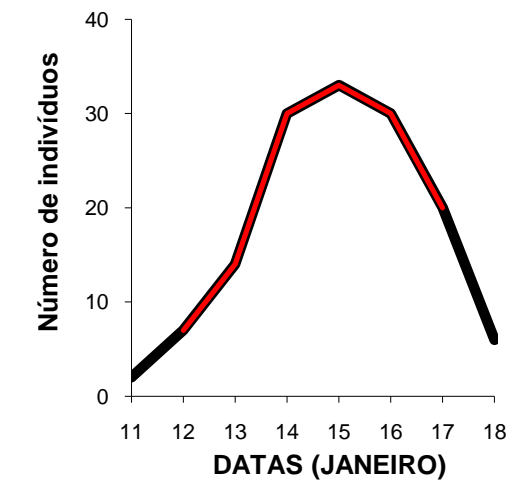
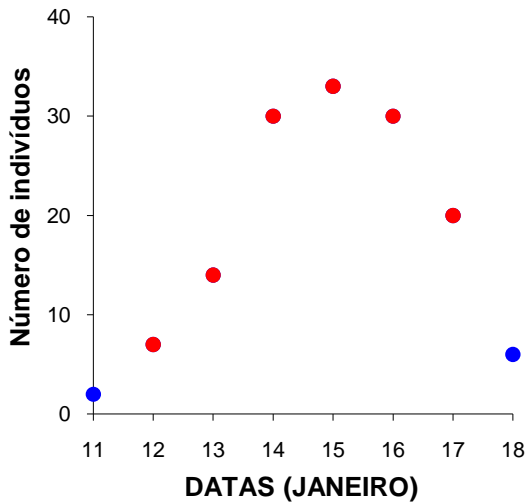


Figura 101. Representação gráfica do tamanho populacional em 8 dias sucessivos da população-modelo MATVAR (dados da figura 195). A linha preta indica os valores reais e a linha vermelha representa a faixa de erro para o intervalo de confiança de 95% para eCV.

**Figura 102.**

Representação gráfica do tamanho populacional em 8 dias sucessivos da população-modelo MATVAR (dados da figura 195). Totais estimados (círculos brancos) e os reais (círculos negros). Os valores coincidentes apresentam apenas os círculos brancos.

Para obtenção de intervalos de confiança, MANLY (1984) e KREBS (1989), sugerem transformações logarítmicas para parte dos dados.

A estimativa modificada do total populacional  $T_x$  na amostra  $x$  é dada pela equação 10.10.

$$T_x = LN(\hat{N}_x) + LN\left(\frac{RAIZ(1 - \hat{p}_x)}{2 + (1 - \hat{p}_x)/2}\right) \quad [\text{Eq. 10.10}]$$

O erro padrão dessa estimativa é dado pela equação 10.11.

$$epT_x = RAIZ\left(\left(\frac{\hat{M}_x - r_x + R_x + 1}{\hat{M}_x + 1}\right) \cdot \left(\frac{1}{(m_x + 1)} - \frac{1}{(R_x + 1)}\right) + \left(\frac{1}{(r_x + 1)} - \frac{1}{(n_x + 1)}\right)\right) \quad [\text{Eq. 10.11}]$$

Para um intervalo de confiança de 95% teremos o intervalo superior  $infT_x$ , dado pela equação 10.12 e o intervalo superior,  $supT_x$ , dado pela equação 10.13.

$$infT_x = T_x - (1,6)(epT_x) \quad [\text{Eq. 10.12}]$$

$$supT_x = T_x + (2,4)(epT_x) \quad [\text{Eq. 10.13}]$$

Com isto teremos a condição:  $\left(\frac{((4I + n_x)^2)}{16I}\right) < N_x < \left(\frac{((4S + n_x)^2)}{16S}\right)$  onde  $I = e^{infT_x}$  e  $S = e^{supT_x}$ , sendo que estes limites serão assimétricos em relação ao total estimado.

Para a taxa de sobrevivência, a transformação proposta é dada pela equação 10.14.

$$\phi_x = LN\left(\frac{1 - RAIZ(1 - A_x \cdot \phi_x)}{1 - RAIZ(1 + A_x \cdot \phi_x)}\right) \quad [\text{Eq. 10.14}]$$

sendo:

$$A_x = C_x / (B_x + C_x) \quad [\text{Eq. 10.15}]$$

$$\hat{B}_x = \left(\frac{((\hat{M}_x + 1) - (r_x + 1)) \cdot ((\hat{M}_x + 1) - (r_x + 1) + (R_x + 1) + 1)}{((\hat{M}_x + 1) + 1)^2 \cdot \left(\frac{1}{(m_x + 1)} - \frac{1}{(R_x + 1)}\right) + \left(\frac{1}{(r_x + 1)} - \frac{1}{(n_x + 1)}\right)}\right) \quad [\text{Eq. 10.16}]$$

$$C_x = 1 / (\hat{M}_x + 1) + 1 \quad [\text{Eq. 10.17}]$$

Os limites de confiança para 95% ficam:

$$\text{inf}_{tx} = \phi_{tx} - (ep_{tx}) \cdot (1,9) \text{ [Eq. 10.18]}$$

$$\text{sup}_{tx} = \phi_{tx} + (ep_{tx}) \cdot (2,1) \text{ [Eq. 10.19]}$$

Aqui teremos a condição:

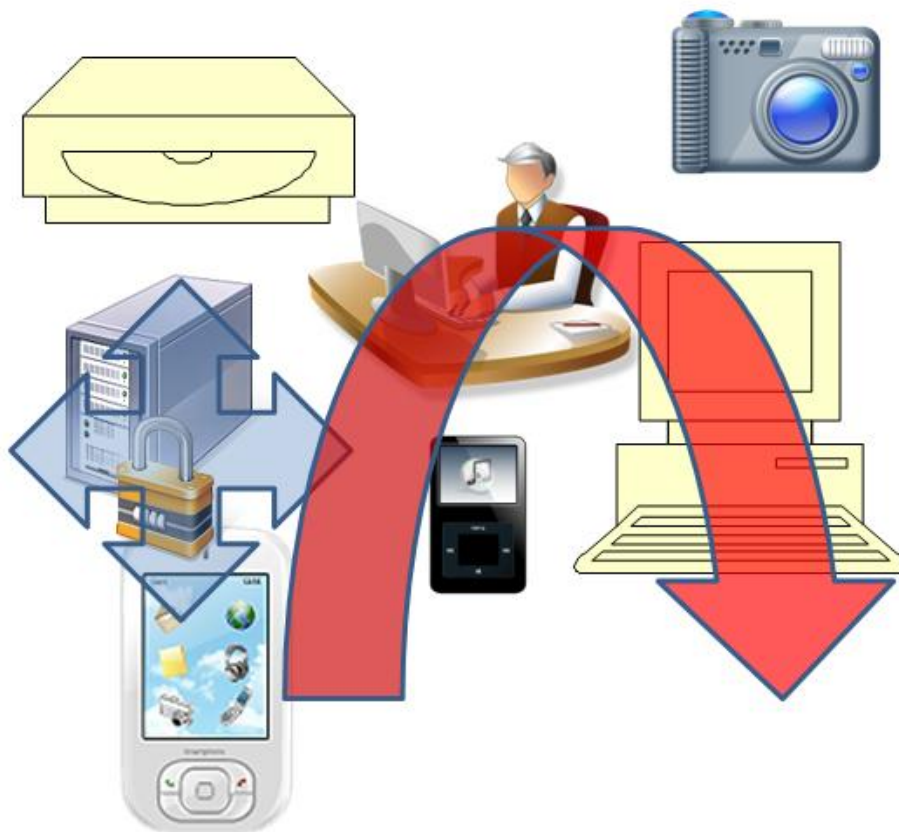
$$1 / A_x \cdot (1 - ((1 - I)^2) / (1 + I)^2) < \phi_{tx} < ((1 - (1 - S)^2) / (1 - (1 - S)^2))$$

Onde  $I = e^{\text{inf}_{tx}}$  e  $S = e^{\text{sup}_{tx}}$ , sendo que estes limites serão assimétricos em relação ao total estimado.



## Parte 11

# Métodos de Remoção



### 11.1. MÉTODO DE REMOÇÃO DE ZIPPIN-MORAN (ZM)

Este método está baseado na probabilidade da retirada de amostras sucessivas de tamanho  $n_1, n_2, n_3, \dots, n_k$ , de uma população fechada de tamanho  $N$ . Considerando apenas uma amostra, a probabilidade de se retirar  $n_1$  indivíduos será de  $C p^{n_1} q^{(p - n_1)}$  onde  $p$  é a probabilidade de se capturar um indivíduo e  $q$  a de não capturá-lo, sendo  $p + q = 1$ .  $C$  é um valor inteiro que representa as diferentes maneiras que  $n_1$  indivíduos pode ser retirados da população. São premissas importantes as premissas 1, 6 e 7, mas a do fechamento populacional é, para este método, muito importante.

Depois da primeira amostra, a população consistirá de  $N - n_1$  indivíduos, de forma que a probabilidade de se obter  $n_2$  na segunda amostra será  $C p^{n_2} q^{(p - n_1 - n_2)}$ . A probabilidade de se obter tanto  $n_1$  quanto  $n_2$  em amostras sucessivas será o produto dos dois. Para  $k$  amostras, a probabilidade será composta pelos  $k$  termos. O problema aqui é achar os valores de  $p$  e  $q$  que forneçam a maior probabilidade de obter os valores observados em  $n_1, n_2, \dots, n_k$ . Isto é feito, ignorando os  $C$  termos iniciais, diferenciando o logaritmo do resto, em relação a  $q$ , e igualando a expressão resultante a zero para maximizar  $q$ .

Este caminho foi usado tanto por MORAN (1935) quanto por ZIPPIN (1956) sendo a equação básica a equação 1 (Tabela 11.1). Esta equação não tem um solução explícita, e o valor de  $q$  deve ser obtido por iteração. Com o valor de  $q$ , pode-se estimar o valor de  $N$  pela equação 2. Em outras palavras, a estimativa de  $N$ , é igual ao número total coletado, dividido pela probabilidade de ser capturado em uma ou mais ocasiões. Para o valor de  $q$ , a equação 1 tem uma solução única quando  $0 \leq R \leq ((k-1)/2)$ . Mais adiante, no teste de premissas, é dada uma maneira prática de testar essa premissa.

Embora aparentemente semelhante ao método de LP, ele não dá ênfase aos indivíduos recapturados ("removidos") mas sim aos ainda não marcados.

O melhor indício de que a população é razoavelmente fechada é o da plotagem do número de novos indivíduos em função do número de amostras. Quando a população obedece a premissa de fechamento, haverá uma tendência de diminuição gradativa do número de novos indivíduos até se chegar a um valor de zero. Se o esforço amostral for grande (acima de 30%) em poucas amostras isto será conseguido. Os dados das simulações SIMEST, SIMCON E SIMVAR, mostram que este método só pode ser aplicada sobre a população MATCON que foi a única que obedeceu à premissa do fechamento de forma razoável.

**Tabela 11.1.**  
Parâmetros e estatísticas calculados no método de remoção de ZM.

#### ESTATÍSTICAS

$n_x$  = total de indivíduos “removidos” [coletados e marcados] na amostra  $x$ , excluindo as recapturas.  
 $k$  = número total de amostras

#### PARÂMETROS

$q$  = probabilidade de se capturar um indivíduo na amostra  $x$ .

$((kq^r) / (1 - q^k)) - (q / (1 - q)) + ((\sum (x - 1) * n_x) / (\sum n_x)) = 0$  [Eq. 11.1] [ a variável  $R$  toma o valor desta equação]

$p = 1 - q$

$ep\hat{p}$  = erro padrão da estimativa de  $p$  nas  $k$  amostras

$ep\hat{p} = (((p * q)^2 * (1 - (q^k))) / (N * (q * ((1 - (q^k)^2) - ((p * k)^2 * (q^k))))$  [Eq. 11.2]

$\hat{N}$  = estimativa de  $N$  nas  $k$  amostras

$\hat{N} = (\sum n_x) / (1 - (q^k))$  [Eq. 11.3]

$ep\hat{N}$  = erro padrão da estimativa de  $N$  nas  $k$  amostras

$ep\hat{N} = \text{RAIZ} ((\hat{N} * (1 - (q^k)) * (q^k)) / (((1 - (q^k))^2) - ((p * k)^2 * (q^{k-1}))))$  [Eq. 11.4]

Pegando-se os valores do número de novos indivíduos em cada amostra na simulação SIMCON (Figura 4.41 e Tabela 11.2), poderemos aplicá-los nas equações acima.

**Tabela 11.2.**

Total de indivíduos não marcados (capturados pela primeira vez e indicados entre parênteses) em cada amostra na simulação SIMCON sobre a população-modelo MATCON.

1(10); 2(5); 3(6); 4(3); 5(0); 6(0); 7(1); 8(0); 9(0); 10(0); 11(0); 12(0); 13(0); 14(0); 15(0); 16(0); 17(0); 18(0); 19(0); 20(0); 21(0); 22(0); 23(0); 24(0); 25(0).

O valor de  $q$ , obtido na iteração por computador foi de 0,5620, o que dá um valor correspondente a -0,00307 no lado esquerdo da equação 1. A estimativa de  $N$  para toda a amostra foi de  $25,0000 \pm 0,0001$ . Assim o intervalo de confiança de 95% fica entre 24,99 e 25,00 o que dá um erro de menos de 1% em relação ao total médio real da população que foi de  $24,2 \pm 0,0872$ .

Dependendo das condições, este método poderá ser aplicado para amostras feitas na mesma data, separadas apenas por algumas horas desde que a espécie estudada tenha uma boa capacidade de diluição.

A simulação SIMDIA, feita sobre a população-modelo MATCON no dia 10 de abril, indicou a que 12, 8 e 2 indivíduos não marcados foram coletados em 3 amostragens sucessivas no mesmo dia (Figuras 99 e 100). Aplicando o método de ZM teremos um valor de  $q = 0,48$  e o de  $R = 0,89$  dando uma estimativa de  $N$  de  $24,7 \pm 3,2$ , o que dá um intervalo de confiança de 95% entre 18 e 31. A estimativa pontual de  $N$ , difere em menos de 3% do valor real de 24.

## 11.2. MÉTODO DE REMOÇÃO DE SEBER-LECREN (SL)

Este método é um caso especial do método de ZIPPIN-MORAN só para apenas duas amostras. Ele também está baseado na probabilidade da retirada de amostras sucessivas de tamanho  $n_1$  e  $n_2$  de uma população fechada de tamanho  $N$  (Tabela 11.3). Também aqui, são premissas importantes as premissas 1, 6 e 7, mas a do fechamento populacional é, para este método, muito importante.

**Tabela 11.3.**

Parâmetros e estatísticas calculados no método de remoção usando a máxima probabilidade.

### ESTATÍSTICAS

$n_1$  = total de indivíduos “removidos” [coletados e marcados] na amostra 1.

$n_2$  = total de indivíduos “removidos” na amostra 2, excluídas as recapturas.

### PARÂMETROS

$\hat{q}$  = probabilidade de se capturar um indivíduo na amostra  $x$ .

$$\hat{q} = n_2 / n_1 \text{ [Eq. 11.5]}$$

probabilidade de não se capturar um indivíduo na amostra  $x$ .

$$\hat{p} = 1 - \hat{q} \text{ [Eq. 11.5]}$$

$\tilde{p}$  = probabilidade de não se capturar um indivíduo na amostra  $x$ , com correção de continuidade proposta por ROBSON & REGIER (1968).

$$\tilde{p} = 1 - (n_2 / (n_1 + 1)) \text{ [Eq. 11.6]}$$

$ep\hat{p}$  = erro padrão da estimativa de  $p$  nas 2 amostras

$$ep\hat{p} = (n_2 * (n_1 + n_2)) / (n_1^3) \text{ [Eq. 11.7]}$$

$\hat{N}$  = estimativa de  $N$  nas 2 amostras

$$\hat{N} = (n_1^2) / (n_1 - n_2) \text{ [Eq. 11.8]}$$

$\tilde{N}$  = estimativa de  $N$  nas 2 amostras, com correção de continuidade proposta por ROBSON & REGIER (1968).

$$\tilde{N} = ((n_1^2) - n_2) / (n_1 - n_2) \text{ [Eq. 11.9]}$$

$ep\hat{N}$  = erro padrão da estimativa de  $N$  nas  $k$  amostras.

$$ep\hat{N} = ((n_1^2) * (n_2^2) * (n_1 + n_2)) / ((n_1 - n_2)^4) \text{ [Eq. 11.10]}$$

Ele tem os mesmo fundamentos teóricos, só que as equações de máxima probabilidade para um número de amostras de  $k=2$  e  $n_1 > n_2$  têm soluções explícitas.

Usando-se os valores do número de novos indivíduos das duas primeiras amostras na simulação SIMCON (Tabela 5.9), poderemos aplicá-los nas equações acima.

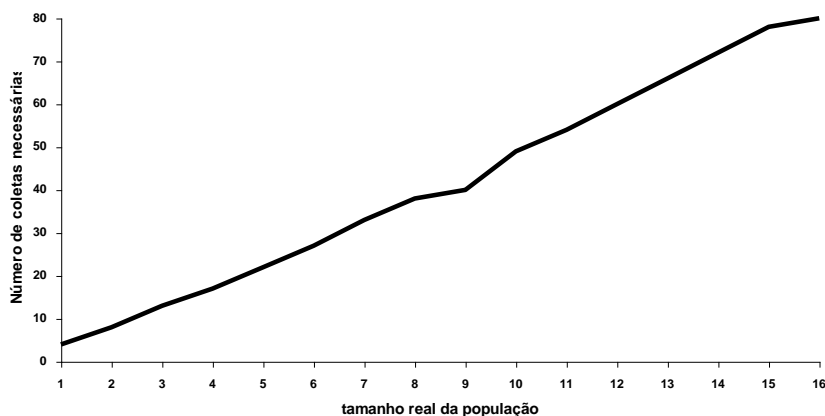
Com o valor de  $p = 0,50$  dá uma estimativa de  $N = 20,0 \pm 7,75$ , o que dá um intervalo de confiança de 95% entre 5 e 35. Usando-se a correção de continuidade a estimativa é de  $N = 19,0 \pm 6,62$  para um intervalo de confiança de 95% entre 6 e 32. Em ambos os casos, o intervalo de confiança abrange o valor real de 24.

Na simulação SIMDIA, feita sobre a população-modelo MATCON no dia 10 de abril, e com os dados só das duas primeiras amostras teremos um valor de  $p = 0,33$  que dá uma estimativa de  $N$  de  $36 \pm 26,8$ , o que dá um intervalo de confiança de 95% entre -16 e 89. A estimativa pontual de  $N$ , diferiu em 33% do valor real de 24. Com a correção de continuidade a estimativa de  $N = 34,0 \pm 21,0$  para um intervalo de confiança de 95% entre -7 e 75. Também aqui, os intervalos de confiança abrangem o valor real de 24.

### 11.3. POPULAÇÕES MUITO PEQUENAS ( $N \leq 10$ ) - MÉTODO DE BOGUSLAVSKY

Quando o total populacional em qualquer data é menor do que 30, os métodos tradicionais provavelmente não serão adequados pois as estimativas terão erros tão grandes que tornarão as comparações irreais. Neste caso, o método de Boguslavsky (BOGUSLAVSKY, 1956) pode ser útil.

Ele se baseia na probabilidade de se recapturar indivíduos previamente marcados, em função do número de coletas necessárias para sua recaptura em uma população pequena (Figura 11.1).



**Figura 11.1.**

Número de coletas necessárias para a recaptura de indivíduos marcados em populações muito pequenas ao nível de significância de 90%.

O número de vezes que se deve recapturar um indivíduo previamente marcado quando  $N = 1$  é dado pela equação 11.11.

$$p = 0,5^{(r-1)} \quad [\text{Eq. 11.11}]$$

O valor de  $r$  deve ser achado por iteração e o valor de  $p$ , será o nível de significância desejado para que a probabilidade de um erro do tipo II não seja maior do que o valor escolhido.

Para um indivíduo e um nível de significância de 10%, a equação fica:  $0,10 = 0,5^{(r-1)}$ , sendo o valor de  $r = 4,3$ , ou seja, é necessário recapturar um indivíduo marcado previamente, pelo menos 5 vezes para se ter 90% de certeza de que a “população” é formada apenas por ele.

Se, por exemplo, a população tiver dois indivíduos, e capturamos o primeiro nas duas vezes iniciais e na terceira vez capturamos o segundo, qual será o número de amostras adicionais que serão necessárias para se ter 90% de certeza que a população é formada por apenas 2 indivíduos?

Assumindo que o processo estará terminado após  $R_2$  amostras adicionais, consideramos a probabilidade de se cometer um erro do tipo II na região da hipótese alternativa, de que a população

seria  $N = 3$ . Isto pode acontecer porque aceitamos, após 5 tentativas, a hipótese de que a população é de tamanho 1 ou porque aceitamos, após  $5 + r_2$  tentativas que a população é de tamanho 2.

O cálculo da soma das probabilidades dos dois eventos fica facilitado pelo processo de Markov, como sugerido em FELLER (1950), que é dado pela equação 11.12.

$$Np(ab)^r = ((N - a) / (N - b)) * \sum (-1)^{(b-a)-v} \quad [\text{Eq. 11.12}]$$

O membro esquerdo da equação deve ser lido como a probabilidade de troca de estado e a para  $b$  em  $r$  tentativas para  $N$  diferentes estados. Neste caso, isto significa que ele é a probabilidade que uma população de tamanho  $N$  tenha  $a$  indivíduos coletados e marcados e  $b$  indivíduos recapturados posteriormente em  $r$  amostras adicionais. Gráficamente representa a probabilidade de transição de  $(x, a)$  para  $(x + r, b)$ . A soma das duas probabilidades será então dada pela equação 11.13 onde a única incógnita é  $r_2$ . A solução dá  $r_2 = 3,5$ , ou seja, serão necessárias pelo menos 4 amostras adicionais de indivíduos marcados após a primeira amostra para se ter 90% de certeza de que a população é de tamanho 2.

$${}^3p_{01}(5) + {}^3p_{02}(5) + p_{22}(r_2) = 0,10 \quad [\text{Eq. 11.13}]$$

Isto significa que em uma população formada por um único indivíduo, são necessárias 5 recapturas do mesmo indivíduo para se ter 90% de chance que o tamanho da população é 1.

#### 11.4. MÉTODO DE BELL (MB)

Bell (1974) propôs um método que pode ser aplicado tanto à pequenas quanto à grandes populações e que não está baseado na recaptura de indivíduos marcados anteriormente, como nos métodos de Zippin-Moran e Seber-Lecren.

Suponha que  $a$  indivíduos sejam marcados e soltos em uma população de tamanho  $N$ . Posteriormente,  $n$  indivíduos não marcados são capturados. A probabilidade do primeiro indivíduo a ser capturado não estar marcado é dada pela equação 11.14.

$$PNM = (N - a) / N \quad [\text{Eq. 11.14}]$$

A probabilidade de  $n$  indivíduos serem recapturados será dada pela equação 11.15.

$$((N - a) / N) * ((N - a - 1) / (N - 1)) * ((N - a - (n - 1)) / (N - (n - 1))) = ((N - a) / (N - a - n)!) / (N! / (N - n)!) = ((N - a)! * (N - n)!) / (N! * (N - a - n)!) \quad [\text{Eq. 11.15}]$$

Inserindo-se por iteração os valores de  $N$  na equação 11.15, obteremos a probabilidade PNV de que a população seja maior do que o valor de  $N$  escolhido. A distribuição de probabilidades que é resultante torna-se assintótica com  $N = 100$  para  $PNV = 1$  e com  $N < (n + 9)$  para  $PNV = 0,1$ .

Com isto, uma estimativa do tamanho mínimo da população pode ser obtida usando-se, por exemplo, para um nível de confiança de 95%, os valores de PNV de 0,025 e 0,975.

# **Parte 12**

## **Problemas na Aplicação dos Métodos**





## 12.1. APLICAÇÃO INADEQUADA DOS MÉTODOS DE CMLR

Todos esses métodos vistos anteriormente, às vezes com pequenas modificações, têm sido usados, mas nem sempre adequadamente. Surpreendentemente muitos autores (e muitas revistas) ignoraram totalmente os erros associados às estimativas, sem os quais elas não tem nenhum valor (ver p. ex. EMMEL, 1970; FOSDICK, 1973). BRUSSARD & EHRLICH (1970) não calcularam os erros das estimativas mas propuseram um parâmetro mais importante e confiável que é o da estimativa do total populacional recrutado no período analisado. Além disso, após a década de 80, com a disponibilidade de microcomputadores pessoais, a análise de matrizes extensas e equações complexas ficou muito facilitada, o que não justifica mais a não inclusão desses parâmetros.

Em outras ocasiões, mesmo usando os métodos mais sofisticados não se conseguiu um resultado adequado. Por exemplo, a tentativa de aplicar os métodos conhecidos em populações de *Actinote pellenea pelleneae* (Lepidoptera: Nymphalidae: Acraeinae) no litoral de São Paulo, Brasil, em 1988 e em 1994 com *Actinote zikani*, demonstrou que as estimativas feitas por qualquer um desses métodos são precárias devido ao tipo de estratégias encontradas nessas borboletas. Suas populações de adultos crescem rapidamente, duram no máximo um mês e o tempo de permanência de cada indivíduo na população é muito curto, menos de cinco dias (FRANCINI, 1989). Os mesmos problemas foram encontrados por BRUSSARD (1971) estudando *Erebia epipsodea* (Nymphalidae: Satyrinae) no Colorado, América do Norte.

Por outro lado, BEGON (1983) em um levantamento em 100 revistas científicas que publicam artigos sobre ecologia de populações, mostrou-se que dos trabalhos analisados, apenas 53% daqueles que usavam o método de Jolly-Seber, apresentavam os resultados e a discussão compatíveis com as premissas desse método. Em 45% dos 51 trabalhos estimou-se o tamanho populacional sem os erros, embora em 13% deles fizeram-se justificativas sobre o não uso. Em 35% dos trabalhos, estimaram-se os erros que foram ignorados nas conclusões a que os autores chegaram.

Por essas razões, KREBS (1992) propôs algumas regras básicas para uma boa aplicação dos métodos de CMLR (Tabela 12.1).

**Tabela 12.1.**  
Regras básicas para uma boa aplicação dos métodos de CMLR, segundo KREBS (1992).

1. Avaliar os objetivos **antes** de iniciar um projeto, e **não assumir que a metodologia CMLR** é a mais fácil para estimar parâmetros populacionais;
2. Escolher o método a ser usado **antes** do trabalho de campo fazendo os testes de validades das premissas respectivas;
3. Tratar todas as estimativas populacionais e seus erros com cuidado, reinterpretando as premissas frequentemente.

## 12.2. PROBLEMAS QUE PODEM SURTIR E ACABAM LEVANDO À DESOBEDIÊNCIA ÀS PREMISSAS

Alguns dos percalços que surgem e que acabam dando problemas (Tabela 12.2) devem ser levados em conta antes de um trabalho final de avaliação populacional. Esses problemas levam a erros (Tabela 12.3) que dependerão do tipo de acontecimento observado.



**Tabela 12.2.**  
Problemas que podem surgir e acabam levando à desobediência às premissas.

- 1 - As coletas são feitas nos horários de pouca atividade dos animais (por fatores temporais ou meteorológicos);
- 2 - Usar métodos de CMLR para estimar simultaneamente parâmetros de populações de espécies diferentes, principalmente se uma ou alguma delas tiver densidade muito maior;
- 3 - O tamanho máximo (densidade) diário (ou outro intervalo de tempo) da população que torna a amostragem possível (discutido mais adiante);
- 4 - Perdas das marcas pelo uso de métodos ineficientes, como um baixo esforço de captura devido à condições atmosféricas ruins. WATT *et al.* (1977) resumiram esses eventos de forma clara (Figura 2).

**Tabela 12.3.**  
Tipos de problemas que surgem quando as premissas dos métodos de CMLR não são obedecidas. Segundo WATT *et al.* (1977).

Tipo de interrupção	Fonte de erro	Erros nas recapturas
só parte da geração	os indivíduos com os maiores tempos de permanência serão perdidos.	haverá uma sub-estimativa da taxa de permanência (ou de sobrevivência).
grandes períodos	indivíduos com pouco tempo de permanência serão subestimados.	haverá uma super-estimativa da taxa de permanência (ou de sobrevivência).
pequenos períodos	algumas vezes, indivíduos com pouco tempo de permanência serão subestimados.	algumas vezes, haverá uma super-estimativa da taxa de permanência (ou de sobrevivência).
desproporcionalmente logo no início ou no final da geração.	os indivíduos com os maiores tempos de permanência serão sub-representados.	haverá uma sub-estimativa da taxa de permanência (ou de sobrevivência).
desproporcionalmente no meio da geração.	os indivíduos com os menores tempos de permanência serão sub-representados.	haverá uma super-estimativa da taxa de permanência (ou de sobrevivência).

Em alguns trabalhos, dada a baixa quantidade de recapturas, os autores juntaram os dados de várias amostras antes de processar os dados (p. ex. EHRLICH & GILBERT, 1973). Isso é válido quando as taxas de perda e ganho são muito baixas no intervalo. Geralmente isso é feito em espécies iteróparas com uma expectativa de vida de mais de 30 dias. As limitações dessa abordagem são que os resultados agrupados por intervalos acarretam perda de parte da informação original dos dados.

Levando-se em conta que um coletor hábil seja capaz de coletar, marcar, anotar e liberar um indivíduo a cada 30 segundos (120/hora) teremos um total máximo de 720 animais marcados em 6 horas de campo. Se tomarmos como base que pelo menos 30% da população deva ser amostrada, então o tamanho máximo de população não pode exceder 2400 indivíduos/dia.

Esse tipo de limitação física nunca foi discutido anteriormente e se torna importante em populações que atingem valores muito grandes e que têm crescimento muito rápido. Nesse caso, mesmo a marcação em blocos ou períodos (SCOTT, 1982) estaria prejudicada devido à falta de tempo para a homogeneização dos indivíduos marcados e liberados. Nesse caso uma das alternativas seria trabalhar no campo com mais de uma pessoa na coleta e marcação de indivíduos.

Os métodos de CMLR discutidos anteriormente dão resultados razoáveis quando entre 10 a 50% da população total são coletados. Por isso, as populações muito grandes ou muito pequenas sempre acarretarão problemas.

Os modelos mais usados, discutidos anteriormente têm testes que foram propostos ou não por seus criadores para verificação das premissas mais importantes. Por isto, os testes mais importantes são descritos na seção a seguir.

### 12.3. TESTE DA ALEATORIEDADE DAS CAPTURAS

Este é um teste geral que deve ser aplicado sobre as amostras analisadas por qualquer um dos modelos estudados anteriormente.

A aleatoriedade nas recapturas é avaliada usando-se um teste de aderência entre as frequências de recapturas observadas e as esperadas, em função da distribuição de Poisson, segundo proposto por KERSHAW (1971). Este teste relaciona o número de indivíduos marcados que forem recapturados posteriormente com o que seria esperado pela série de Poisson (Figura 12.1).

**Figura 12.1.**  
Série de Poisson.

$$e^{-m}, m \cdot e^{-m}, \frac{(m^2)}{2!} \cdot e^{-m}, \frac{(m^3)}{3!} \cdot e^{-m}, \frac{(m^4)}{4!} \cdot e^{-m}, \dots$$

Neste caso  $m$  é a média do número de indivíduos em cada classe de recaptura, iniciada por 0 e indo até o máximo. Geralmente os valores acima de 5 são agrupados em uma única classe.

Para verificar se a distribuição observada é de Poisson, faz-se um teste de aderência comparando com a distribuição esperada através de um teste não paramétrico de  $X^2$  ou de  $G$ . O valor obtido é comparado com o de tabelas e lido para  $n-2$  graus de liberdade. Se os resultados forem significativos haverá a indicação de que as recapturas não foram aleatórias.

Examinando os dados da simulação SIMEST teremos os números indicados nas Tabela 12.4 e 12.5.

**Tabela 12.4.**  
Totais dos dados da simulação SIMEST.

Total de indivíduos diferentes coletados em todas as amostras.....	= 77
Total de indivíduos diferentes recapturados pelo menos uma vez.....	= 43
Porcentagem de indivíduos diferentes recapturados pelo menos uma vez.....	= 55,8%
Total de indivíduos manuseados em todas amostras.....	= 160
Total de indivíduos recapturados em todas amostras.....	= 83
Porcentagem de indivíduos recapturados em todas amostras.....	= 51,9%
Indivíduo com o maior número de recapturas.....	= 4

CLASSE	FREQUÊNCIAS		PROPORÇÕES		$X^2$	$G$
	OBS	ESP	OBS	ESP		
0	34	26,180	0,442	0,340	2,047	8,886
1	17	28,490	0,221	0,370	4,239	8,778
2	15	15,400	0,195	0,200	0,001	-0,395
3	8	5,390	0,104	0,070	0,826	3,159
4	3	1,463	0,039	0,019	0,735	2,154
$\Sigma \Rightarrow$	77	76,923	1,001	0,999	9,859	10,055

**Tabela 12.5.**  
Totais dos dados da figura .

CLASSE	FREQUÊNCIAS		PROPORÇÕES		X <sup>2</sup>	G
	OBS	ESP	OBS	ESP		
capturados uma vez	34	26,180	0,442	0,340	2,047	8,8864
capturados mais de uma vez	43	50,743	0,559	0,659	1,034	-7,1197
$\Sigma \Rightarrow$	77	76,923	1,001	0,999		

Para estes dados, com uma média da distribuição de Poisson = 1,0779, o valor de  $X^2$  será de 9,8588 para 3 g. l. [sem correção de continuidade] ou  $X^2 = 7,8478$  para 3 g. l. [com correção de continuidade], valores não significativos em ambos os casos ( $p > 0,05$ ). Usando o teste G, mais sensível, obteremos o valor de 10,0548 para 3 g. l. que é significativo ( $p < 0,05$ ). Com isto, podemos concluir que as recapturas não foram aleatórias.

#### 12.4. TESTE DA IGUALDADE DE TRATAMENTOS ENTRE OS GRUPOS

Este teste, que também é geral, visa verificar se há diferença entre os subconjuntos formado pelos dados amostrais. Ele pode ser usado por exemplo, para verificar se há diferenças nas frequências de captura entre os sexos ou um fenótipo particular ou entre indivíduos capturados uma vez e mais de uma vez.

Usando os dados da figura podemos testar a premissa de que a frequência de indivíduos capturados uma única vez é a mesma dos indivíduos recapturados, ou seja, ter uma indicação de que o método de marcação não está interferindo nas recapturas (Tabela 12.6).

**Tabela 12.6.**

Teste do  $X^2$  entre a sobrevivência observada,  $S_{mx}$ , e a esperada,  $M_x$ , das marcas em cada amostra. Valores de probabilidade, assinalados como: (NS), não significativos à nível de 95% ou (\*\*\*) , significativos ao mesmo nível.

DATA	OBS	ESP	X <sup>2</sup>	probabilidade
8-III	2	8.10	3.87	***
9-III	5	14.66	5.72	***
10-III	19	20.79	0.08	NS
12-III	30	20.21	4.28	***
13-III	40	26.90	5.91	***
14-III	23	30.70	1.69	NS
15-III	48	32.16	7.32	***
16-III	42	35.78	0.91	NS
18-III	100	30.04	160.61	***
20-III	58	26.28	37.09	***
21-III	39	30.20	2.28	***
22-III	42	33.37	1.99	***
23-III	31	35.95	0.55	NS
24-III	72	36.41	33,82	***
		$\Sigma X^2 \Rightarrow$	266,10	$P < 0,001$

Neste caso, para estes dados, o valor de  $X^2$  será de 3,5174 para 1 g. l. [sem correção de continuidade] ou  $X^2 = 3,0806$  para 1 g. l. [com correção de continuidade], valores não significativos em ambos os casos ( $p > 0,05$ ). Usando o teste G, mais sensível, obteremos também um valor que é não

significativo ( $p < 0,05$ ) de 3,5335 para 1 g. l. Com isto, podemos concluir que não há diferença entre a probabilidade de um indivíduo ser capturado uma ou mais de uma vez.

## 12.5. TESTES SOBRE O MÉTODO DE FISHER-FORD

O método de FF tem dois testes de premissas: um que testa a constância da taxa de sobrevivência e outro que mede as diferenças relacionadas à idade.

O teste da constância da taxa de sobrevivência compara os valores da sobrevivência para cada data e calcula os valores de  $X^2$  entre a sobrevivência observada e a esperada das marcas em cada uma delas. Usando os dados da simulação (Tabela 12.5) podemos verificar que a taxa de sobrevivência não é constante, pois o valor do  $X^2$  é altamente significativo ( $p < 0,001$ ). Esta é uma indicação de que este método não é o mais indicado para os dados em questão.

Só quatro amostras apresentaram valores não significativos. O conjunto com um  $X^2$  de 266,10, para 13 graus de liberdade, também foi altamente significativo ( $p < 0,001$ ). Isto indica que a taxa de sobrevivência não foi constante durante o período amostral.

O segundo teste mede as diferenças relacionadas à idade. Se a taxa de sobrevivência encontrada foi de 0,8101, e ela é constante, então deveremos esperar esta seja a sobrevivência esperada no primeiro dia, que no segundo dia seja  $0,8101^2$ , ou seja 0,6563, e assim por diante. Em outras palavras, ela deverá ser independente da idade. Os valores observados são obtidos agrupando-se todos as recapturas com marcas de 1 dia de idade, 2 dias de idade e assim por diante até a última (Tabela 12.7).

**Tabela 12.7.**  
Trelça IO, para a teste das idades observadas no método FF.

DATA	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
8-III	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
9-III	1	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
10-III	1	6	12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
12-III	0	2	6	12	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
13-III	4	0	6	8	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
14-III	3	4	0	4	5	0	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
15-III	1	2	12	0	5	6	14	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0
16-III	2	4	3	4	0	6	14	0	9	0	0	0	0	0	0	0	0
18-III	0	6	9	4	10	24	0	8	18	10	11	0	0	0	0	0	0
20-III	0	0	0	12	20	6	0	16	0	0	0	0	0	0	0	0	0
21-III	2	0	3	0	5	6	7	16	0	0	0	0	0	0	0	0	0
22-III	4	6	0	0	0	0	7	16	9	0	0	0	0	0	0	0	0
23-III	4	8	0	0	0	0	0	0	9	10	0	0	0	0	0	0	0
24-III	2	6	21	12	0	6	0	16	9	0	0	0	0	0	0	0	0
$\Sigma$	27	50	75	60	70	60	56	88	63	30	11	0	0	0	0	0	0

Para calcular as frequências esperadas das idades das marcas, uma nova trelça, a IE deve ser construída (Tabela 12.8). Nela devemos considerar o número de indivíduos liberado em cada data em relação a cada uma das datas futuras, multiplicado pela taxa de sobrevivência assumida.

**Tabela 12.8.**  
Treliza IE, para teste da idade esperada das marcas no método de FF.

DATA	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
8-III	8,10	6,56	5,32	4,31	3,49	2,83	2,29	1,85	1,50	1,22	0,99	0,80	0,65	0,52	0,43	0,34	0,28
9-III	8,91	7,22	5,85	4,74	3,84	3,11	2,52	2,04	1,65	1,34	1,08	0,88	0,72	0,58	0,48	0,38	0,31
10-III	8,10	6,57	5,32	4,31	3,49	2,83	2,29	1,85	1,50	1,22	0,99	0,80	0,65	0,52	0,42	0,34	0,28
12-III	10,53	8,53	6,91	5,60	4,54	3,67	2,98	2,41	1,95	1,58	1,28	1,04	,841	0,68	0,55	0,45	0,36
13-III	8,91	7,22	5,85	4,74	3,84	3,11	2,52	2,04	1,65	1,34	1,08	0,88	0,71	0,58	0,47	0,38	0,31
14-III	7,29	5,91	4,78	3,88	3,14	2,54	2,06	1,67	1,35	1,10	0,89	0,72	0,58	0,47	0,38	0,31	0,26
15-III	9,72	7,87	6,38	5,17	4,19	3,39	2,75	2,23	1,80	1,46	1,18	0,96	0,78	0,63	0,51	0,41	0,33
16-III	8,10	6,56	5,32	4,31	3,49	2,83	2,29	1,85	1,50	1,22	0,99	0,80	0,65	0,52	0,43	0,34	0,28
18-III	8,10	6,56	5,32	4,31	3,49	2,83	2,29	1,85	1,50	1,22	0,99	0,80	0,65	0,52	0,43	0,34	0,28
20-III	8,91	7,22	5,85	4,77	3,84	3,11	2,52	2,04	1,65	1,34	1,08	0,88	0,71	0,58	0,47	0,38	0,31
21-III	8,91	7,22	5,85	4,74	3,84	3,11	2,52	2,04	1,65	1,34	1,08	0,88	0,71	0,58	0,47	0,38	0,31
22-III	8,91	7,22	5,85	4,74	3,84	3,11	2,52	2,04	1,65	1,34	1,08	0,88	0,71	0,58	0,47	0,38	0,31
23-III	7,29	5,91	4,78	3,88	3,14	2,54	2,06	1,67	1,35	1,09	0,89	0,72	0,58	0,47	0,38	0,31	0,25
24-III	8,91	7,22	5,85	4,74	3,84	3,11	2,52	2,04	1,65	1,34	1,09	0,88	0,71	0,58	0,47	0,38	0,31
Σ	120,69	97,79	79,23	64,24	52,01	42,12	34,13	27,62	22,35	18,15	14,69	11,92	9,65	7,81	6,36	5,12	4,18

Os valores obtidos, são colocados em uma tabela para comparação e aplicação do teste do  $X^2$  (Tabela 12.9). Os resultados mostram que os valores do  $X^2$  só não são significativos para as idades de 3, 4 e 11 dias e no conjunto, o  $X^2$  total foi de 370,59 para 16 graus de liberdade, portanto, também altamente significativo. Isto significa que a taxa de sobrevivência não foi constante para cada classe de idade.

**Tabela 12.9.**  
Tabela para cálculo dos valores de  $X^2$  entre as frequências das idades observadas e esperadas na amostra SIMU1.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
OBS	27	50	75	60	70	60	56	88	63	30	11	0	0	0	0	0	0
ESP	120,6	97,79	79,23	64,24	52,01	42,12	34,13	27,62	22,35	18,15	14,69	11,92	9,65	7,81	6,36	5,12	4,18
$X^2$	71,96	22,87	0,18	0,22	5,88	7,17	13,38	129,8	72,06	7,10	0,69	10,94	8,68	6,84	5,40	4,17	3,24
PROB	***	***	NS	NS	***	***	***	***	***	***	NS	***	***	***	***	***	***

## 12.6. TESTE PARA FALHAS NO PROCESSO DE REMOÇÃO NOS MÉTODOS DE ZM E SL

A premissa básica para os testes de remoção, é a de que o tamanho populacional seja reduzido significativamente a cada amostragem. Por isso, o número de indivíduos coletados deve diminuir ou seja:  $n_1 > n_2 > n_3$ , etc. Se esta condição não for obedecida, o experimento falhará, dando estimativas fora da realidade.

Uma forma de testar essa condição é dada pela inequação 12.1, proposta por SEBER & WHALE (1970).

$$\Sigma (k + 1 - 2x) * nx > 0 \text{ [Eq. 12.1]}$$

Se esse critério não for satisfeito, as estimativas pontuais e seu erro não serão confiáveis.

## 12.7. TESTE DE IGUAL PROBABILIDADE DE CAPTURA PARA O MÉTODO DE JS

Este teste, proposto por LESLIE & CHITTY (1953) é aplicado no segmento marcado da população, considerando os indivíduos marcados apenas uma vez como não marcados. Aplicamos aqui os mesmos argumentos feitos anteriormente no modelo JS, estimando os valores de  $B_x$ . Só que, devido à nova definição de animal marcado e não marcado, nós conheceremos o número de novos animais na população entre a amostra  $x$  e a amostra  $x+1$  e é só compararmos os valores conhecidos com os estimados.

O total de indivíduos marcados que é conhecido,  $Z'_x$ , é dado pela equação 12.2.

$$Z'_x = R_x - m_x \quad \text{[Eq. 12.2]}$$

Calcula-se as estimativas de  $M$  e de  $\alpha$  pelas equações de JS corrigidas por SEBER (1982) já vistas. Com esses valores poderemos calcular  $Z'_x$  pela equação 12.3.

$$\hat{Z}'_x = ((\hat{M}_x - m_x + R_x) / (\alpha x + 1)) - (M_x / \alpha x) + (n_x - R_x) \quad \text{[Eq. 12.3]}$$

A somatória total dos  $Z'_x$  e  $Z_x$  são comparadas, e o erro expresso em porcentagem. Eventualmente as variâncias das duas também podem ser comparadas pelos testes apropriados.

## 12.8. TESTE DE IGUAL PROBABILIDADE DE COLETA BASEADO NA DISTRIBUIÇÃO DE POISSON ZERO-TRUNCADA

Este teste deve ser aplicado para qualquer método de CMLR onde sejam feitas mais de três amostragens e se o intervalo de tempo entre as amostragens for suficientemente pequeno para que a mortalidade seja desprezível.

Para calcular a distribuição de frequências que é esperada, baseada na hipótese nula da igual probabilidade de coleta, precisaremos primeiro calcular a média dos dados, que é dada pela equação 12.4.

$$\bar{x} = (\sum f_x * x) / (\sum f_x) \quad \text{[Eq. 12.4]}$$

Onde  $x$  = número de vezes que um indivíduo foi capturado, para  $x = 1, 2, \dots, k$  e  $f_x$  = número de indivíduos capturados exatamente  $x$  vezes. Se a razão  $\bar{x} / k$  (para  $k$  = número total de amostras) for menor do que 0,25, devemos usar uma distribuição de Poisson para a aderência. Se o valor de  $k$  for maior do que 0,25 deveremos usar a distribuição binomial (ver SEBER, 1982, pag. 169).

Para comparar com Poisson-truncado, já que a classe zero (indivíduos nunca capturados) não está disponível, devemos calcular  $m$  pela equação 12.5.

$$\bar{x} = m / (1 - e^{-m}) \quad \text{[Eq. 12.5]}$$

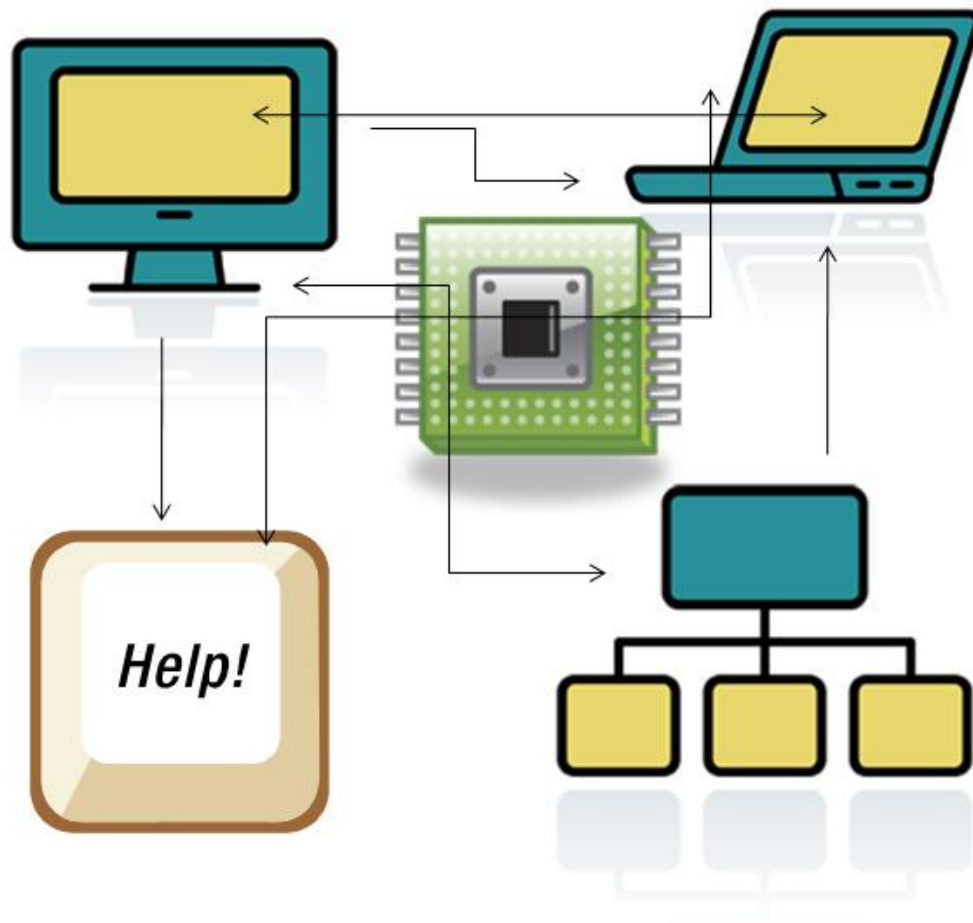
Esta equação não tem solução explícita e deve se resolvida por iteração, inserindo os valores de  $m$  até obter o valor mais próximo da igualdade. Com o valor de  $m$ , obteremos a distribuição truncada de poisson pela equação 12.6.

$$[\text{total esperado de indivíduos capturados } x \text{ vezes}] = \sum f_x * (((e^{-m}) * m^x) / ((1 - (e^{-m})) * x!)) \quad \text{[Eq. 12.6]}$$

Os resultados esperados para cada uma das classes deve ser testado pelo  $X^2$  ou por G.

# Parte 13

## Programas de Computador





### 13.1. O PROGRAMA CMLR\_2010.

Para complementar esta publicação foi feito um programa que permite a estimativa de alguns parâmetros populacionais vistos ao longo dela. Ele é de distribuição gratuita (*freeware*) desenvolvido em ambiente Windows e submetido às regras da GPL (General Public Licence; ver <<http://www.gnu.org>>). Em termos gerais, a GPL baseia-se em quatro liberdades: a de executar o programa, para qualquer propósito (liberdade 0), a de estudar como o programa funciona e adaptá-lo para as suas necessidades (liberdade 1) com acesso ao código-fonte, a de redistribuir cópias de modo que você possa ajudar ao seu próximo (liberdade 2) e de aperfeiçoar o programa, e liberar os seus aperfeiçoamentos, de modo que toda a comunidade se beneficie deles (liberdade 3). O acesso ao código-fonte é um pré-requisito para esta liberdade. Com a garantia destas liberdades, a GPL permite que os programas sejam distribuídos e reaproveitados, mantendo, porém, os direitos do autor por forma a não permitir que essa informação seja usada de uma maneira que limite as liberdades originais. A licença não permite, por exemplo, que o código seja apoderado por outra pessoa, ou que sejam impostos sobre ele restrições que impeçam que seja distribuído da mesma maneira que foi adquirido.

Se for usar o programa, ele deve ser citado como:

Francini, R. B. (2010) CMLR\_2010 Programa para estimativas populacionais. Disponível pelo e-mail [rb.francini@yahoo.com](mailto:rb.francini@yahoo.com).

O programa é formado por quatro módulos que permitem a estimativa dos parâmetros básicos da ecologia de populações usando os métodos de Lincolb-Petersen, Manly-Parr e de Jolly-Seber. Originalmente foi criado usando o MICROSOFT VISUAL BASIC versão 3.0 Professional para o ambiente Windows (versão 3.1) onde rodava sem problemas sob WINDOWS 95 (testado em PC's 386, 486 e Pentium MMX). O equipamento em que ele foi desenvolvido foi um PC-UIS com processador Pentium de 233Mhz com 64 Mb de RAM, placa de vídeo de 4 Mb com resolução 800 x 600 pixels em ambiente Windows 95. Ele deveria ser usado junto com a planilha EXCEL da MICROSOFT que serviria apenas como editor de entrada de dados. O tamanho máximo de matriz a ser analisada era de aproximadamente 60 Mb, mas dependeria também do espaço de HD que se dispunha. Essa capacidade excede em muito qualquer tipo de matriz que um ecólogo de campo possa construir estudando populações de borboletas.

Na versão 2010, o programa foi refeito em QBASIC e compilado como arquivo executável. Os quatro módulos são: CMLR\_01.EXE, CMLR\_02.EXE, CMLR\_03.EXE e CMLR\_04.EXE e são rodados em conjunto usando o arquivo de lote CMLR\_2010.BAT. Ele foi testado em todas as versões do Windows 95, 2000, XP, e VISTA sem problemas, mas não roda no WIN7 de 64 bits. Quando rodado ele abre a janela de *prompt* do DOS e dá a mensagem de final de execução.

### 65. INSTRUÇÕES PARA USO DO PROGRAMA CMLR\_2010.

Leia antes todas as instruções !!! Melhor que isso, leia e entenda, antes de usar um programa deste tipo, todas as implicações dos métodos de CMLR vistos até aqui e os listados na bibliografia.

Se a entrada de dados na forma de uma matriz não for muito grande, esta poderá ser feita usando o bloco de notas do WINDOWS. Ao nome do arquivo criado será colocada automaticamente a terminação .txt que deverá ser informada ao programa respectivo. O arquivo deverá ser renomeado para MATRIX.TXT que é o ÚNICO arquivo de entrada que o programa conhece.

A matriz a ser processada pelo programa deverá estar na forma indicada na matriz teste da tabela 13.1, não coloque nenhuma informação ou linha adicionais nesta matriz a ser processada pois isso induzirá a erros. Se quiser ter uma matriz com estas observações grave-a com um nome diferente.

Se a quantidade de dados não for muito grande, principalmente o número de colunas, um editor de textos simples poderá ser usado (Bloco de notas, *word pad*, NORTON *editor*, etc). Como já foi dito, se a matriz for muito grande recomenda-se usar o MS EXCEL como editor. A vantagem é que esse programa fornece valiosos recursos de edição e visualização para as matrizes desse porte. No caso de usar o EXCEL, a matriz deverá ser gravada no formato só textos usando vírgula (,) como caráter delimitador. A matriz teste é formada por 78 amostras e 15 indivíduos.

Use os códigos da tabela 2.3

**Tabela 13.1.** Matriz teste. Gravada como MATRIX.TXT no CD-ROM. A matriz está na área cinza mais escuro sendo as áreas claras apenas explicativas.

Número de colunas (número de amostras)	15	Número da linha
Número de linhas (número de animais marcados)	78	
Valor sequencial cumulativo dos dias, do primeiro ao último	1,2,3,4,5,6,7,8,9,10,11,12,13,14,15	
	0,5,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0	
	5,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0	
	0,0,5,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0	
	0,5,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0	
	0,0,0,0,5,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0	
Situação de cada indivíduo em cada amostra. Cada linha representa o estado de um indivíduo.	1,2,3,4,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0	
	0,0,0,5,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0	
	0,0,5,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0	
	1,3,2,3,4,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0	
	0,0,1,2,2,4,0,0,0,0,0,0,0,0,0	
	1,3,4,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0	
	0,5,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0	
	0,5,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0	
	5,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0	
	0,0,1,2,2,4,0,0,0,0,0,0,0,0,0	
	1,2,2,2,2,3,4,0,0,0,0,0,0,0,0	
	1,2,2,4,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0	
	0,0,1,2,2,2,2,4,0,0,0,0,0,0,0	
	0,1,2,3,2,4,0,0,0,0,0,0,0,0,0	
	0,0,5,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0	
	5,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0	
	0,0,0,1,2,2,4,0,0,0,0,0,0,0,0	
	1,2,2,2,3,4,0,0,0,0,0,0,0,0,0	
	0,1,2,3,2,2,2,4,0,0,0,0,0,0,0	
	0,0,0,5,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0	
	0,1,2,2,3,2,2,4,0,0,0,0,0,0,0	
	1,2,2,3,2,3,2,2,3,4,0,0,0,0,0	
	0,0,1,2,3,2,2,3,2,4,0,0,0,0,0	
	0,0,0,0,1,4,0,0,0,0,0,0,0,0,0	
	0,0,1,2,4,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0	
	0,1,2,2,3,3,2,2,2,4,0,0,0,0,0	
	0,0,1,2,2,2,3,2,3,4,0,0,0,0,0	
	0,0,0,0,1,2,2,4,0,0,0,0,0,0,0	

0,0,0,5,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0	37
0,0,0,0,0,0,0,5,0,0,0,0,0,0,0	38
0,0,0,0,0,1,4,0,0,0,0,0,0,0,0	39
0,0,0,0,0,0,0,0,5,0,0,0,0,0,0	40
0,0,0,0,1,2,2,2,2,3,4,0,0,0,0	41
0,0,0,0,1,3,4,0,0,0,0,0,0,0,0	42
0,0,0,0,0,1,2,3,2,4,0,0,0,0,0	43
0,0,0,0,0,1,2,3,2,2,4,0,0,0,0	44
0,0,0,0,0,1,3,2,2,2,3,4,0,0,0	45
0,0,0,0,1,2,4,0,0,0,0,0,0,0,0	46
0,0,0,0,1,2,2,3,3,4,0,0,0,0,0	47
0,0,0,0,0,0,1,2,2,3,2,4,0,0,0	48
0,0,0,0,0,0,0,0,0,5,0,0,0,0,0	49
0,0,0,0,0,0,0,0,5,0,0,0,0,0,0	50
0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,5,0,0,0	51
0,0,0,0,0,0,1,2,2,2,2,4,0,0,0	52
0,0,0,0,0,0,1,3,2,3,2,2,4,0,0,0	53
0,0,0,0,0,0,0,1,2,2,3,2,2,4,0,0	54
0,0,0,0,0,0,0,1,2,2,4,0,0,0,0,0	55
0,0,0,0,0,0,0,1,2,4,0,0,0,0,0,0	56
0,0,0,0,0,0,0,0,0,5,0,0,0,0,0	57
0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,5,0,0,0	58
0,0,0,0,0,0,0,5,0,0,0,0,0,0,0	59
0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,1,4,0	60
0,0,0,0,0,0,0,0,0,1,2,3,2,2,4,0	61
0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,1,2,2,4,0	62
0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,1,2,4,0,0,0	63
0,0,0,0,0,0,0,0,0,5,0,0,0,0,0	64
0,0,0,0,0,0,0,0,0,1,3,3,2,4,0,0	65
0,0,0,0,0,0,0,0,0,5,0,0,0,0,0	66
0,0,0,0,0,0,0,0,5,0,0,0,0,0,0	67
0,0,0,0,0,0,0,0,0,5,0,0,0,0,0	68
0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,5,0,0	69
0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,5,0,0	70
0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,1,3,3,2,4,0	71
0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,1,3,3,4,0,0	72
0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,5,0,0,0	73
0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,5,0,0,0	74
0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,5,0,0	75
0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,1,2,3,4,0,0	76
0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,5,0,0,0	77
0,0,0,0,0,0,0,0,0,5,0,0,0,0,0	78
0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,5,0,0,0,0	79
0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,1,4,0,0	80
Data (dia e mês) em foi feita cada amostra	07MAR,08MAR,09MAR,10MAR,12MAR,13MAR,14MAR,15MAR,16MAR,18MAR,20MAR,21MAR,22MAR,23MAR,24MAR 81

Os resultados da análise da matriz inicial feita pelo programa sairão em um arquivo com o nome de SAIDA.DOC (Tabela 13.2) onde as tabelas já estão formatadas para o MS WORD, na saída original, o delimitador usado é o símbolo /.

**Tabela 13.2.** Resultados da análise da matriz exemplo (MATRIX.TXT) já formatados.

TODOS OS RESULTADOS COM UM NÍVEL DE SIGNIFICÂNCIA DE 90,00 % ( $p < 0,1000$ ),  $t = 1,645$

Valores sequenciais a partir da amostra 1: 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15,

Duração de cada intervalo entre amostras: 1, 1, 1, 1, 1, 1, 1, 1, 1, 1, 1, 1, 1, 1,

TEMPO DE PERMANÊNCIA BASEADO NA FREQUÊNCIA DE RECAPTURAS

TEMPO DE PERMANÊNCIA (DIAS)	FREQUÊNCIA
1	034
2	004
3	006
4	010
5	005
6	003
7	008
8	004
9	002
10	001

Tempo máximo de permanência = 00010 dias

Tempo médio de permanência [média aritmética] = 0003,3636 dias (em todas as amostras)

Taxa de permanência média [MA] = 0,70270 (baseada nas frequências de recapturas)

Tempo médio de permanência [média geométrica] = 0002,3944 dias (em todas as amostras)

Taxa de permanência média [MG] = 0,58236 (baseada nas frequências de recapturas)

#### TOTAIS GERAIS

#	C	P	R	U	X	T	% MRsc	Número Mínimo Presente
00001	00007	00000	00000	00000	00003	00010	00000.00000	00010
00002	00004	00005	00002	00000	00004	00010	00033,33333	00015
00003	00006	00009	00001	00001	00003	00011	00045,00000	00020
00004	00001	00010	00004	00002	00003	00010	00050,00000	00020
00005	00006	00009	00004	00002	00001	00013	00040,90909	00022
00006	00003	00011	00003	00005	00000	00011	00050,00000	00022
00007	00002	00010	00003	00004	00000	00009	00052,63158	00019
00008	00004	00008	00003	00004	00001	00012	00040,00000	00020
00009	00001	00009	00005	00001	00003	00010	00047,36842	00019
00010	00001	00008	00002	00005	00002	00010	00044,44444	00018
00011	00002	00005	00002	00004	00004	00012	00029,41176	00017
00012	00004	00003	00005	00001	00001	00011	00021,42857	00014
00013	00002	00006	00004	00002	00003	00011	00035,29412	00017
00014	00000	00006	00002	00004	00003	00009	00040,00000	00015
00015	00000	00000	00000	00008	00003	00011	00000.00000	00011

## NÚMERO CUMULATIVO E DE INDIVÍDUOS NÃO MARCADOS POR AMOSTRA

AMOSTRA	NÚMERO DE NOVOS INDIVÍDUOS	TOTAL CUMULATIVO
1	10	10
2	8	18
3	9	27
4	4	31
5	7	38
6	3	41
7	2	43
8	5	48
9	4	52
10	3	55
11	6	61
12	5	66
13	5	71
14	3	74
15	3	77

Total coletado em todas amostras = 77

Total recapturado pelo menos uma vez = 43

% recapturada pelo menos uma vez = 55,84

Total manuseado em todas amostras = 160

Total recapturado em todas amostras = 83

% recapturada em todas amostras = 51,88

Indivíduo com o maior número de recapturas = 4

## TEMPO DE PERMANÊNCIA DE CADA INDIVÍDUO NA POPULAÇÃO POR AMOSTRA [ESTRUTURA ETÁRIA]

IDADE	AM# 1	AM# 2	AM# 3	AM# 4	AM# 5	AM# 6	AM# 7	AM# 8	AM# 9	AM# 10	AM# 11	AM# 12	AM# 13	AM# 14	AM# 15
0001	0010	0008	0009	0004	0007	0003	0002	0005	0004	0003	0006	0005	0005	0003	0003
0002	0000	0007	0004	0006	0001	0006	0003	0002	0004	0001	0001	0002	0004	0002	0000
0003	0000	0000	0007	0004	0006	0001	0005	0002	0002	0004	0001	0001	0002	0004	0000
0004	0000	0000	0000	0006	0004	0005	0001	0003	0002	0002	0003	0001	0001	0002	0003
0005	0000	0000	0000	0000	0004	0004	0003	0000	0002	0002	0002	0002	0001	0001	0002
0006	0000	0000	0000	0000	0000	0003	0003	0003	0000	0002	0002	0001	0002	0001	0001
0007	0000	0000	0000	0000	0000	0000	0002	0003	0003	0000	0002	0002	0001	0001	0001
0008	0000	0000	0000	0000	0000	0000	0000	0002	0001	0002	0000	0000	0001	0000	0001
0009	0000	0000	0000	0000	0000	0000	0000	0000	0001	0001	0000	0000	0000	0001	0000
0010	0000	0000	0000	0000	0000	0000	0000	0000	0000	0001	0000	0000	0000	0000	0000

## MATRIZ DOS TEMPOS DE PERMANÊNCIA DE CADA INDIVÍDUO EM CADA AMOSTRA

# indiví duo	7-III	8-III	9-III	10-III	12-III	13-III	14-III	15-III	16-III	18-III	20-III	21-III	22-III	23-III	24-III
	# 1	# 2	# 3	# 4	# 5	# 6	# 7	# 8	# 9	# 10	# 11	# 12	# 13	# 14	# 15
1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
3	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
4	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
5	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
6	1	2	3	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
7	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
8	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

9	1	2	3	4	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
10	0	0	1	2	3	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0
11	1	2	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
12	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
13	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
14	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
15	0	0	1	2	3	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0
16	1	2	3	4	5	6	7	8	0	0	0	0	0	0	0
17	1	2	3	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
18	0	0	1	2	3	4	5	6	7	0	0	0	0	0	0
19	0	1	2	3	4	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0
20	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
21	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
22	0	0	0	1	2	3	4	0	0	0	0	0	0	0	0
23	1	2	3	4	5	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0
24	0	1	2	3	4	5	6	7	0	0	0	0	0	0	0
25	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
26	0	1	2	3	4	5	6	7	0	0	0	0	0	0	0
27	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	0	0	0	0	0
28	0	0	1	2	3	4	5	6	7	8	0	0	0	0	0
29	0	0	0	0	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0
30	0	0	1	2	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
31	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	0	0	0	0
32	0	0	1	2	3	4	5	6	7	8	0	0	0	0	0
33	0	0	0	0	1	2	3	4	0	0	0	0	0	0	0
34	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
35	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
36	0	0	0	0	0	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0
37	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
38	0	0	0	0	1	2	3	4	5	6	7	0	0	0	0
39	0	0	0	0	1	2	3	0	0	0	0	0	0	0	0
40	0	0	0	0	0	0	1	2	3	4	5	0	0	0	0
41	0	0	0	0	0	1	2	3	4	5	6	7	0	0	0
42	0	0	0	0	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0
43	0	0	0	0	1	2	3	0	0	0	0	0	0	0	0
44	0	0	0	0	1	2	3	4	5	6	7	0	0	0	0
45	0	0	0	0	0	0	0	1	2	3	4	5	6	0	0
46	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
47	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
48	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
49	0	0	0	0	0	0	1	2	3	4	5	6	7	0	0
50	0	0	0	0	0	0	0	1	2	3	4	5	6	7	8
51	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	3	4	5	6	7
52	0	0	0	0	0	0	0	1	2	3	4	0	0	0	0
53	0	0	0	0	0	0	0	1	2	3	0	0	0	0	0
54	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
55	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
56	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
57	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	0
58	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	3	4	5	6
59	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	3	4
60	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	3	0
61	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
62	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	3	4	5
63	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
64	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0

65	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
66	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
67	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
68	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	3	4	5
69	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	3	4
70	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
71	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
72	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
73	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	3	4
74	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
75	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
76	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
77	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	0

## ALEATORIEDADE DAS RECAPTURAS

Segundo KERSHAW, K.A. (1975)

Quantitative and dynamic ecology, Edward Arnold, London.

Média da distribuição de Poisson = 1,07792207792208

Nº de recapturas	Frequência observada	Frequência esperada
0000	0034	0026
0001	0017	0028
0002	0015	0015
0003	0008	0005
0004	0003	0001
0005	0000	0000

Qui-quadrado = 0009,8683 para 4 grau(s) de liberdade, as recapturas não foram randômicas, significativo ao nível de 90,00 % ( $p < 0,1000$ ),  $t = 1,645$ 

## TABELA DE VIDA

Tempo de permanência 'idade'	[Lx] Número no intervalo ou na coorte	[lx] Número inicial	[dx] Número que morre em x	[qx] Probabilidade de morrer durante x	[sx] Probabilidade de sobreviver durante x	[Tx] Número de indivíduos que ainda restam viver por dia	[ex] Expectativa de vida
1	00053,24675	00055,84416	00005,19481	00000,09302	00000,90698	00208,44156	00003,73256
2	00046,75325	00050,64935	00007,79221	00000,15385	00000,84615	00155,19481	00003,06410
3	00036,36364	00042,85714	00012,98701	00000,30303	00000,69697	00108,44156	00002,53030
4	00026,62338	00029,87013	00006,49351	00000,21739	00000,78261	00072,07792	00002,41304
5	00021,42857	00023,37662	00003,89610	00000,16667	00000,83333	00045,45455	00001,94444
6	00014,28571	00019,48052	00010,38961	00000,53333	00000,46667	00024,02597	00001,23333
7	00006,49351	00009,09091	00005,19481	00000,57143	00000,42857	00009,74026	00001,07143
8	00002,59740	00003,89610	00002,59740	00000,66667	00000,33333	00003,24675	00000,83333
9	00000,64935	00001,29870	00001,29870	00001,00000	00000,00000	00000,64935	00000,50000
10	00000,00000	00000,00000	00000,00000	00001,00000	00000,00000	00000,00000	00000,50000

## RESULTADOS - Método de LINCOLN-PETERSEN original

Matriz: teste.txt

teste

Nível de significância de 90%

Integração da população total entre as amostras 1 a n-1

Erros usando o CV em relação às recapturas

TOTAL = 00901 ± 00167

MÉDIA = 00059 ± 00009

# da amostra	DATA da amostra	Estimativa de N	Erro Padrão da Estimativa de N	Intervalo Inferior	Intervalo Superior	Coeficiente de Variação (%)	M+R	R	RZ -	RZ +
00001	7-III	00050	00032	00018	00082	063,2	00010		00015	00085
00002	8-III	00110	00105	00005	00215	095,3	00010	00002	00000	00220
00003	9-III	00110	00104	00006	00214	094,9	00011	00001	00000	00220
00004	10-III	00130	00125	00005	00255	096,1	00010	00001	00000	00260
00005	12-III	00036	00014	00021	00050	039,9	00013	00001	00018	00054
00006	13-III	00033	00016	00017	00049	047,1	00011	00004	00014	00052
00007	14-III	00108	00103	00005	00211	095,7	00009	00003	00000	00216
00008	15-III	00060	00038	00022	00098	063,2	00012	00001	00018	00102
00009	16-III	00033	00016	00017	00049	048,3	00010	00002	00014	00053
00010	18-III	00060	00039	00021	00099	064,5	00010	00003	00018	00102
00011	20-III	00066	00042	00024	00108	064,0	00012	00002	00019	00113
00012	21-III	00030	00012	00018	00042	039,9	00011	00002	00015	00045
00013	22-III	00025	00009	00016	00034	037,3	00011	00004	00012	00037
00014	23-III	00050	00032	00018	00081	064,0	00009	00004	00014	00085
00015	24-III	-----	-----	-----	-----	-----	00011	00002	00000	00000

Método de LINCOLN-PETERSEN, com modificação de BAILEY)

Nível de significância 90

Integração da população total entre as amostras 1 a n-1

TOTAL = 01492 ± 00196

MÉDIA = 00098 ± 00017

# da amostra	DATA da amostra	Estimativa do Número de indivíduos	Erro Padrão da Estimativa de N	Intervalo Inferior	Intervalo Superior	Coeficiente de Variação (%)	M+R	R	RZ -	RZ +
00001	7-III	00037	00016	00021	00052	042,6	00010		00011	00063
00002	8-III	00060	00032	00028	00092	052,7	00010	00002	00000	00120
00003	9-III	00061	00032	00029	00092	052,2	00011	00001	00000	00121
00004	10-III	00070	00037	00033	00107	053,5	00010	00001	00000	00140
00005	12-III	00031	00010	00021	00041	031,2	00013	00001	00016	00047
00006	13-III	00028	00010	00018	00037	034,6	00011	00004	00012	00043
00007	14-III	00059	00031	00027	00090	053,1	00009	00003	00000	00117
00008	15-III	00044	00019	00025	00063	042,6	00012	00001	00013	00075
00009	16-III	00028	00010	00018	00037	035,7	00010	00002	00012	00043
00010	18-III	00043	00019	00024	00062	043,9	00010	00003	00013	00074
00011	20-III	00048	00021	00027	00069	043,3	00012	00002	00014	00082
00012	21-III	00026	00008	00018	00035	031,2	00011	00002	00013	00040
00013	22-III	00022	00006	00016	00028	028,9	00011	00004	00011	00033
00014	23-III	00036	00016	00020	00052	043,3	00009	00004	00011	00061
00015	24-III	-----	-----	-----	-----	-----	00011	00002	00000	00000

#### MÉTODO DE JOLLY-SEBER - R E S U L T A D O S

TRELIÇA DE RECAPTURAS

00000

/00000

/00000

/00000



/00000  
/00000  
/00000  
/00000  
/00000  
/00000  
/00000  
/00000  
/00000  
/00000  
/00000

00002  
/00000  
/00000  
/00000  
/00000  
/00000  
/00000  
/00000  
/00000  
/00000  
/00000  
/00000  
/00000  
/00000  
/00000  
/00000

00001  
/00001  
/00000  
/00000  
/00000  
/00000  
/00000  
/00000  
/00000  
/00000  
/00000  
/00000  
/00000  
/00000  
/00000  
/00000

00002  
/00003  
/00001  
/00000  
/00000  
/00000  
/00000  
/00000  
/00000  
/00000  
/00000  
/00000  
/00000  
/00000  
/00000  
/00000

00001  
/00002  
/00002  
/00001  
/00000  
/00000  
/00000  
/00000  
/00000  
/00000  
/00000  
/00000  
/00000  
/00000  
/00000

00000  
/00000  
/00002  
/00002  
/00004  
/00000  
/00000  
/00000  
/00000  
/00000  
/00000  
/00000  
/00000  
/00000  
/00000

00001  
/00000  
/00001  
/00001  
/00001  
/00001  
/00003  
/00000  
/00000  
/00000  
/00000  
/00000  
/00000  
/00000  
/00000  
/00000

00000  
/00000  
/00000  
/00001  
/00004  
/00001  
/00001  
/00000  
/00000  
/00000  
/00000  
/00000  
/00000

/00000  
/00000  
/00000

00000  
/00000  
/00001  
/00000  
/00000  
/00001  
/00002  
/00002  
/00000  
/00000  
/00000  
/00000  
/00000  
/00000  
/00000

00000  
/00000  
/00000  
/00000  
/00001  
/00001  
/00000  
/00002  
/00003  
/00000  
/00000  
/00000  
/00000  
/00000  
/00000

00000  
/00000  
/00000  
/00000  
/00000  
/00000  
/00000  
/00002  
/00002  
/00002  
/00000  
/00000  
/00000  
/00000  
/00000

00000  
/00000  
/00000  
/00000  
/00000  
/00000  
/00001  
/00001

/00001  
/00001  
/00002  
/00000  
/00000  
/00000  
/00000

00000  
/00000  
/00000  
/00000  
/00000  
/00000  
/00001  
/00000  
/00000  
/00000  
/00001  
/00004  
/00000  
/00000  
/00000

00000  
/00000  
/00000  
/00000  
/00000  
/00000  
/00000  
/00000  
/00000  
/00000  
/00000  
/00002  
/00004  
/00000  
/00000

00000  
/00000  
/00000  
/00000  
/00000  
/00000  
/00000  
/00000  
/00000  
/00000  
/00001  
/00003  
/00002  
/00002  
/00000

#### RESULTADOS

Matriz: teste.txt

Amostra: tre

Método de Jolly, original

Resultados segundo JOLLY, G.M. (1965), *Biometrika*, 52(1-2):225-247.

Todos os resultados para um nível de significância de 90%

Média aritmética da taxa de permanência = 0000,5421 [Para 6 amostras válidas]

Média aritmética da taxa de mortalidade = 0000,4579

Expectativa de vida [seg. FISHER & FORD, 1947] = 0002

Expectativa de vida [seg. COOK, BROWER & CROZE, 1965] = 0002

Média geométrica da taxa de permanência = 0000,5075 [Para 6 amostras válidas]

Média geométrica da taxa de mortalidade = 0000,4925

Expectativa de vida [seg. FISHER & FORD, 1947] = 0002

Expectativa de vida [seg. COOK, BROWER & CROZE, 1965] = 0001

Número total integrado [Somatória dos N] = 64 ± -,256130353347822

#### PARÂMETROS POPULACIONAIS

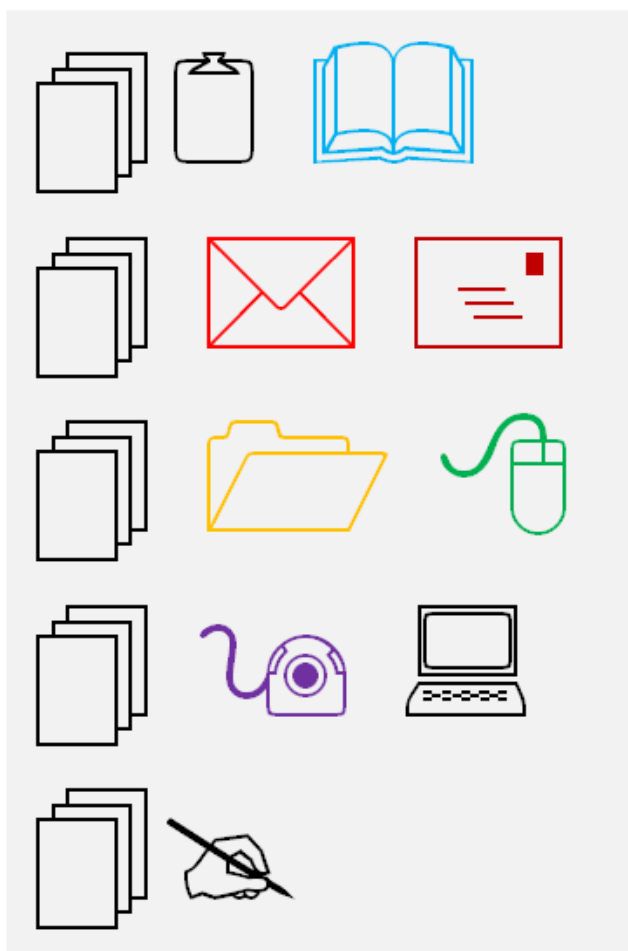
#	DATA	Marcados à risco	N	Erro padrão de N	Coeficiente de variação (%)	proporção recapturas	beta	Taxa de permanência	Erro padrão da taxa de permanência	Taxa de perda	Número de novos animais	Erro padrão do número de novos animais	Probabilidade de captura
2	8-III	13,33	0	0		0,000	1,000	0,825	0,353	0,175	10	0	
3	9-III	11,00	10	4	36,04	1,100	0,000	0,000	0,000	1,000	0	0	0,00000
4	10-III	22,00	0	0		0,000	1,000	0,591	0,214	0,409	11	0	
5	12-III	13,00	11	3	29,09	1,182	0,000	0,000	0,000	1,000	0	0	0,00000
6	13-III	27,00	0	0		0,000	1,000	0,321	0,125	0,679	10	1	
7	14-III	9,00	10	5	47,14	0,900	0,000	0,000	0,000	1,000	0	0	0,00000
8	15-III	23,00	0	0		0,000	1,000	0,455	0,142	0,545	13	2	
9	16-III	10,00	13	6	46,55	0,769	0,000	0,000	0,000	1,000	0	0	0,00000
10	18-III	35,67	0	0		0,000	1,000	0,327	0,183	0,673	11	0	
11	20-III	12,00	11	5	47,87	1,091	0,000	0,000	0,000	1,000	0	0	0,00000
12	21-III	17,00	0	0		0,000	1,000	0,733	0,155	0,267	9	0	
13	22-III	11,00	9	3	36,93	1,222	0,000	0,000	0,000	1,000	0	1	0,00000
14	23-III	42,00	0	0		0,000	1,000	0,000	0,000	1,000	0	1	

#### INTERVALO DE CONFIANÇA PARA O NÍVEL DE 90%

AMOSTRA	N	Erro padrão de N	Intervalo inferior	Intervalo superior
2	0	0	0	0
3	10	4	6	14
4	0	0	0	0
5	11	3	8	14
6	0	0	0	0
7	10	5	5	15
8	0	0	0	0
9	13	6	7	19
10	0	0	0	0
11	11	5	6	16
12	0	0	0	0
13	9	3	6	12
14	0	0	0	0

## Parte 14

# Literatura Citada



## 14.1. LITERATURA CITADA.

ALCOCK, J. (1993)

**Animal behaviour: an evolutionary approach.** Sinauer, Sunderland, Massachusetts, 620 pp.

ANDERSON, D. R., BURNHAM, K. P., WHITE, G. C. (1985)

Problems in estimating age-specific survival rates from recovery data of birds ringed as young. **Journal of Animal Ecology**, **54**:89-98.

ANSCOMBE, F. J. (1948)

The transformation of Poisson, binomial and negative binomial data. **Biometrika**, **35**:246-254.

ANTHONY, G. S. (1970)

Field work on the population structure of *Oeneis melissa semidea* (Satyridae) from the Presidential Range, New Hampshire. **Journal of Research on the Lepidoptera**, **7**:133-148.

ARNASON, A. N. (1972)

Parameter estimates from mark-recapture experiments on two populations subject to migration and death. **Researches on Population Ecology**, **13**:97-113.

ARNASON, A. N. (1973)

The estimation of population size, migration rates and survival in a stratified population. **Researches on Population Ecology**, **15**:1-8.

ARNASON, A. N., MILLS, K. H. (1987)

Detection of handling mortality and its effect on Jolly-Sebber estimates for mark-recapture experiments. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences**, **44**:64-73.

BAGUETTE, M., NÈVE, G. (1994)

Adult movements between populations in the specialist butterfly *Proclissiana eunomia* (Lepidoptera, Nymphalidae). **Ecological Entomology**, **19**:1-5.

BAILEY, N. T. J. (1951)

On estimating the size of mobile populations from capture-recapture data. **Biometrika**, **38**:293-306.

BAILEY, N. T. J. (1952)

Improvements in the interpretation of recapture data. **Journal of Animal Ecology**, **21**:120-17.

BARNDORFF-NIELSEN, O. E. (1986)

Inference on the full or partial parameters based on the standardized log likelihood ratio. **Biometrika**, **73**:307-322.

BARNSTEIN, R. (2003) **Population ecology.** John Wiley & Sons Ltd, Sussex, England.

BART, J. (1982)

Estimating survivorship when subjects are visited periodically. **Ecology**, **63**:1078-1090.

BEGON, M. (1979)

**Investigating animal abundance: capture-recapture for biologists.** Edward Arnold, Publishers, London, 97 pp.

BEGON, M. (1983)

Abuses of mathematical techniques in ecology: applications of Jolly's capture-recapture method. **Oikos**, **40**:155-158.

- BEGON, M., MORTIMER, M. & THOMPSON, D. J. (1996) **Population ecology: a unified study of animals and plants** (3 ed.). Blackwell Science, Oxford, UK.
- BEGON, M., HARPER, J. L., TOWNSEND, C. R. (1990)  
**Ecology: individuals, populations, and communities.** Blackwell Scientific, New York, XII + 945 pp.
- BELL, G. (1974)  
 Population estimates from recapture studies in which no recaptures have been made. **Nature**, **248**:616.
- BENSON, W. W., EMMEL, T. C. (1973)  
 Demography of gregariously roosting populations of the nymphaline butterfly *Marpesia berania* in Costa Rica. **Ecology**, **54**:326-335.
- BEVERTON, R. J. H., HOLT, S. J. (1957)  
**On the dynamics of exploited fish populations.** Her Majesty's Stationery Office, London, pp.
- BISHOP, J. A., BRADLEY, J. S. (1972)  
 Taxi-cabs as subjects for a population study. **Journal of Biological Education**, **6**:227-231.
- BISHOP, J. A., SHEPPARD, P. M. (1973)  
 An evaluation of two capture-recapture models using the technique of computer simulation in **The mathematical theory of the dynamics of biological populations** (Edit. BARTLETT, M. S., HIORNS, R. W.) Academic Press, London, pp. 235-252
- BISHOP, J. A., COOK, L. M., MUGGLETON, J. (1978)  
 The response of two species of moths to industrialization in north-west England. II. Relative fitness of morphs and population size. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London (B)**, **281**:517-542.
- BLOWER, J. G., COOK, L. M., BISHOP, J. A. (1981)  
**Estimating the size of animal populations.** George Allen & Unwin Ltd, London, 129 pp.
- BOGUSLAVSKY, G. W. (1956)  
 Statistical estimation of the size of a small population. **Science, New York**, **124**:317-318.
- BOTELHO, P. S. M., RODELLA, R. J., SILVEIRA-NETO, S. (1972)  
 Novas modificações na armadilha de Malaise e suas possibilidades na coleta de insetos. **O Solo**, **64**:21-26.
- BROOKES, M. I., BUTLIN, R. K. (1994)  
 Population structure in the small ermine moth *Yponomeuta padellus*: an estimate of male dispersal. **Ecological Entomology**, **19**:97-107.
- BROWNIE, C. (1985)  
 Reduced-parameter models for analysis of capture-recapture data from one- and two-age class open models. . pp. .
- BROWNIE, C. (1987)  
 Recent models for mark-recapture and mark-resighting data. **Biometrics**, **43**:1017-1022.
- BROWNIE, C., POLLOCK, K. H. (1985)  
 Analysis of multiple capture-recapture data using band-recovery methods. **Biometrics**, **41**:411-420.
- BROWNIE, C., ROBSON, D. S. (1976)  
 Models allowing for age-dependent survival rates from banded-return data. **Biometrics**, **32**:305-323.
- BROWNIE, C., ROBSON, D. S. (1983)



Estimation of time-specific survival rates from tag-resighting samples: a generalization of the Jolly-Seber model. **Biometrics**, **39**:437-453.

BROWNIE, C., ANDERSON, D. R., BURNHAM, K. P., ROBSON, D. S. (1985)  
**Statistical inference from band recovery data: a handbook**. United States Fish and Wildlife Service,, 305 pp.

BROWNIE, C., HINES, J. E., NICHOLS, J. D. (1986)  
Constant parameter capture-recapture models. **Biometrics**, **42**:561-574.

BRUSSARD, P. F. (1971)  
Field techniques for investigations of population structure in a ubiquitous butterfly. **Journal of the Lepidopterist's Society**, **25**:22-29.

BRUSSARD, P. F., EHRLICH, P. R. (1970a)  
Adult behavior and population structure in *Erebia epipsodea* (Lepidoptera: Satyrinae). **Ecology**, **51**:880-885.

BRUSSARD, P. F., EHRLICH, P. R. (1970b)  
Contrasting population biology of two species of butterfly. **Nature**, **227**:91-92.

BRUSSARD, P. F., EHRLICH, P. R. (1970c)  
The population structure of *Erebia epipsodea* (Lepidoptera: Satyrinae). **Ecology**, **51**:119-129.

BRUSSARD, P. F., VAWTER, A. T. (1975)  
Population structure, gene flow and natural selection in populations of *Euphydryas phaeton*. **Heredity**, **34**:407-415.

BRUSSARD, P. F., EHRLICH, P. R., SINGER, M. C. (1974)  
Adult movements and population structure in *Euphydryas editha*. **Evolution**, **28**:408-415.

BUCKLAND, S. T. (1980)  
A modified analysis of the Jolly-Seber capture-recapture model. **Biometrics**, **36**:419-435.

BUCKLAND, S. T. (1982)  
A mark-recapture survival analysis. **Journal of Animal Ecology**, **51**:833-847.

BUCKLAND, S. T. (1985)  
Perpendicular distance models for line transect sampling. **Biometrics**, **41**:177-195.

BURNHAM, K. P. (1972)  
Estimation of population size in multiple capture-recapture studies when capture probabilities vary among animals. Tese de Ph.D., Oregon State University, 168.

BURNHAM, K. P. (1988)  
A unified approach to animal release-resampling studies of survival processes and population estimation. **North Carolina State University Institute of Statistics Technical Report Series**, **1698**..

BURNHAM, K. P., OVERTON, W. S. (1978)  
Estimation of the size of a closed population when capture probabilities vary among animals. **Biometrika**, **65**:625-633.

BURNHAM, K. P., OVERTON, W. S. (1979)  
Robust estimation of population size when capture probabilities vary among animals. **Ecology**, **60**:927-936.

- BURNHAM, K. P., ANDERSON, D. R., LAAKE, J. L. (1980)  
Estimation of density from line transect sampling of biological populations. **Wildlife Monographs**, 72:1-202.
- BURNHAM, K. P., ANDERSON, D. R., WHITE, G. C., BROWNIE, C., POLLOCK, K. H. (1987a)  
Design and analysis methods for fish survival experiments based on release-recapture. **American Fisheries Society Monographs**, 5:.
- BURNHAM, K. P., WHITE, G. C., BROWNIE, C., POLLOCK, K. H. (1987b)  
Design and analysis methods for fish survival experiments based on release-recapture. **American Fisheries Society Monographs**, 5:1-437.
- CALLAGHAN, C. J. (1978)  
Studies on restinga butterflies. II. Notes on the population structure of *Menander felsina* (Riodinidae). **Journal of the Lepidopterist's Society**, 32:37-48.
- CALVI-PARISETTI, C. (1984)  
A Bayesian approach in the estimation of the abundance of an insect population in **Statistical and mathematical methods in population dynamics and pest control** (Edit. CAVALLORO, R.) A.A.Balkema, Rotterdam & Boston, pp. 58-61
- CAREY, J. R. (1993)  
**Applied demography for biologists, with special emphasis on insects.** O University Press,, 206 pp.
- CAROTHERS, A. D. (1971)  
An examination and extension of Leslie's test of equal catchability. **Biometrics**, 27:615-630.
- CAROTHERS, A. D. (1973a)  
Capture-recapture methods applied to a population with known parameters. **Journal of Animal Ecology**, 42:125-46.
- CAROTHERS, A. D. (1973b)  
The effects of unequal catchability on Jolly-Sebber estimates. **Biometrics**, 29:79-100.
- CAROTHERS, A. D. (1979)  
Quantifying unequal catchability and its effects on survival estimates in an actual population. **Journal of Animal Ecology**, 48:863-869.
- CAUGHLEY, G. (1977)  
**Analysis of vertebrate populations.** John Wiley & Sons., London and N. York, pp.
- CHAO, A. (1987)  
Estimating the population size for capture-recapture data with unequal catchability. **Biometrics**, 43:783-791.
- CHAPMAN, D. G. (1954)  
The estimation of biological populations. **Annals of Mathematics and Statistics**, 25:1-15.
- CHAPMAN, D. G. (1980)  
Book review of statistical inference from capture-recapture data on closed animal population. **Biometrics**, 36:362.
- CHARLESWOTH, B. (1994)  
**Evolution of stage structured populations.** Cambridge University Press, Cambridge, Mass., 320 pp.
- CHEW, R. M. (1959)  
Estimation of ant colony size by the Lincoln index method. **Journal of the New York Entomological Society**, 67:157-161.

- CLOBERT, J., LEBRETON, J. D. (1985)  
Dépendence de facteurs de milieu dans les estimations de taux de survie para capture-recapture. **Biometrics**, **41**:1031-1037.
- CLOBERT, J., LEBRETON, J. D. (1987)  
Recent models for mark-recapture and mark resighting data: a reponse to C.Brownie. **Biometrics**, **43**:1019-1022.
- CLOBERT, J., LEBRETON, J. D. (1991)  
Estimation of demographic parameters in bird population dynamics in **Bird population studies: their relevance to conservation and management** (Edit. PERRINS, C. M., LEBRETON, J. D., HIRONS, G.) Oxford University Press, Oxford, pp. 75-104
- CLOBERT, J., LEBRETON, J. D., CLOBERT-GILLET, M., COQUILLART, H. (1985)  
The estimation of survival in bird populations by recaptures or resightings of marked individuals in **Statistics in ornithology** (Edit. MORGAN, B. J. T., NORTH, P. M.) Springer-Verlag, New York, pp. 197-213
- CLOBERT, J., LEBRETON, J. D., ALLAINÉ, D. (1987)  
A general approach to survival rate estimation by recaptures or resightings of marked birds. **Ardea**, **75**:133-142.
- COCHRAN, M. E., ELLNER, S. (1992)  
Simple methods for calculating age-based life history parameters for stage-structured populations. **Ecological Monographs**, **62**:345-364.
- CONROY, M. J., WILLIAMS, B. K. (1984)  
A general methodology for maximum likelihood inference from band recovery data. **Biometrics**, **40**:739-748.
- COOK, L. M., BROWER, L. P., CROZE, H. J. (1967)  
The accuracy of a population estimation from multiple recapture data. **Journal of Animal Ecology**, **36**:57-60.
- COOK, L. M., BROWER, L. P., ALCOCK, J. (1969)  
An attempt to verify mimetic advantage in a Neotropical environment. **Evolution**, **23**:339-45.
- COOK, L. M., FRANK, K., BROWER, L. P. (1971)  
Experiments on the demography of tropical butterflies. I. Survival rates and density in two species of *Parides*. **Biotropica**, **3**:17-20.
- COOK, L. M., THOMASON, E. W., YOUNG, A. M. (1976)  
Population structure, dynamics and dispersal of the tropical butterfly *Heliconius charitonius*. **Journal of Animal Ecology**, **45**:851-863.
- CÓRDOBA-AGUILAR, A. (1994)  
Adult survival and movement in males of the damselfly *Hetaerina cruentata* (Odonata: Calopterygidae). **Florida Entomologist**, **77**:256-264.
- CORMACK, R. M. (1963)  
Commonsense estimates from capture-recapture studies in **The mathematical theory of the dynamics of biological populations** (Edit. BARTLETT, M. S., HIRONS, R. W.) Academic Press, London and N. York, pp.
- CORMACK, R. M. (1964)  
Estimates of survival from the sighting of marked animals. **Biometrika**, **51**:429-438.
- CORMACK, R. M. (1966)  
A test for equal catchability. **Biometrics**, **22**:330-342.

- CORMACK, R. M. (1968)  
The statistics of capture-recapture. **Annual Review of Oceanography and Marine Biology**, 6:455-506.
- CORMACK, R. M. (1972)  
The logic of capture-recapture estimates. **Biometrics**, 28:337-343.
- CORMACK, R. M. (1973)  
Commonsense estimates from capture-recapture studies in **The mathematical theory of the dynamics of biological populations** (Edit. BARTLETT, M. S., HIRNS, R. W.) Academic Press, New York, pp. 225-234
- CORMACK, R. M. (1979)  
Models for capture-recapture in **Sampling biological populations** (Edit. CORMACK, R. M., PATIL, G. P., ROBSON, D. S.) International Cooperative Publishing House, Fairland, Maryland, pp. 217-255
- CORMACK, R. M. (1981)  
Loglinear models for capture-recapture experiments on open populations in **The mathematical theory of dynamics of biological populations** (Edit. HIRONS, R. W., COOKE, D.) Academic Press, London, pp. 217-235
- CORMACK, R. M. (1989)  
Loglinear models for capture-recapture. **Biometrics**, 45:395-413.
- COULSON, J. C. (1960)  
A study of the mortality of the starling based on ringing recoveries. **Journal of Animal Ecology**, 29:251-271.
- CRAIG, C. C. (1953)  
On the utilization of marked specimens in estimating populations of flying insects. **Biometrika**, 40:170-16.
- CREED, E. R., DOWDESWELL, W. H., FORD, E. B., MCWHIRTER, K. G. (1970)  
Evolutionary studies on *Maniola jurtina* (Lepidoptera, Satyridae): the "boundary phenomenon" in southern England, 1961 to 1968 in **Essays in evolution and genetics in honour of Theodosius Dobzhansky** (Edit. HECHT, M. I. K., STEERE, W. C.), New York, pp. 263-286
- CREED, E. T., DOWDESWELL, W. H., FORD, E. B., MCWHIRTER, K. G. (1959)  
Evolutionary studies on *Maniola jurtina*: the english mainland, 1956-1957. **Heredity**, 13:363-391.
- CREED, E. T., DOWDESWELL, W. H., FORD, E. B., MCWHIRTER, K. G. (1962)  
Evolutionary studies on *Maniola jurtina*: the english mainland, 1958-1960. **Heredity**, 17:237-257.
- CREED, E. T., DOWDESWELL, W. H., FORD, E. B., MCWHIRTER, K. G. (1964)  
Evolutionary studies on *Maniola jurtina*: the isles of Scilly, 1958-1959. **Heredity**, 19:471-488.
- CROSBIE, S. F., MANLY, B. F. J. (1985)  
Parsimonious modelling of capture-mark-recapture studies. **Biometrics**, 41:385-398.
- CRUMPACKER, D. W., WILLIAMS, J. S. (1973)  
Density, dispersion, and population structure in *Drosophila pseudoobscura*. **Ecological Monographs**, 43:499-538.
- CULLENWARD, M. J., EHRLICH, P. R., WHITE, R. R., HOLDREN, C. E. (1979)  
The ecology and population genetics of an alpine checkerspot butterfly, *Euphydryas anicia*. **Oecologia**, 38:1-12.
- DARROCH, J. N. (1958)  
The multiple-recapture census. I. Estimation of a closed population. **Biometrika**, 45:343-359.

- DARROCH, J. N. (1959)  
The multiple-capture census. II. Estimation where there is immigration or death. **Biometrika**, **46**:336-351.
- DARROCH, J. N., RATCLIFF, D. (1980)  
A note on capture-recapture estimation. **Biometrics**, **36**:149-153.
- DEEVEY, E. S. (1947)  
Life tables for natural populations of animals. **Quarterly Review of Biology**, **22**:283-374.
- DELURY, D. B. (1947)  
On the estimation of biological populations. **Biometrics**, **3**:145-167.
- DELURY, D. B. (1951)  
On the planning of experiments for the estimation of fish populations. **Journal of Fisheries Research Board of Canada**, **8**:281-307.
- DELURY, D. B. (1958)  
The estimation of population size by a marking and recapture procedure. **Journal of Fisheries Research Board of Canada**, **15**:19-25.
- DEMPSTER, J. P. (1956)  
The estimation of the numbers of individuals entering each stage during the development of one generation of an insect population. **Journal of Animal Ecology**, **25**:1-5.
- DEMPSTER, J. P. (1961)  
The analysis of data obtained by regular sampling of an insect population. **Journal of Animal Ecology**, **30**:429-432.
- DENNIS, B., MUNHOLLAND, P. L., SCOTT, J. M. (1991)  
Estimation of growth and extinction parameters for endangered species. **Ecological Monographs**, **61**:115-143.
- DOUWES, P. (1970)  
Size, gain and loss from a population of *Heodes virgaureae* L.(Lep.,Lycaenidae). **Entomologica Scandinavica**, **1**:263-281.
- DOUWES, P. (1976)  
An area census method for estimating butterfly population numbers. **Journal of Research on the Lepidoptera**, **15**:146-152.
- DOWDESWELL, W. H. (1959)  
**Practical animal ecology**. Methuen, London, 316 pp.
- DOWDESWELL, W. H. (1961)  
Experimental studies on natural selection in the butterfly *Maniola jurtina*. **Heredity**, **16**:39-52.
- DOWDESWELL, W. H., FORD, E. B. (1955)  
Ecological genetics of *Maniola jurtina* on the Isles of Scilly. **Heredity**, **9**:265-272.
- DOWDESWELL, W. H., MCHIRTER, K. S. (1967)  
Stability on the spot-distribution in *Maniola jurtina* throughout its range. **Heredity**, **22**:187-210.
- DOWDESWELL, W. H., FISHER, R. A., FORD, E. B. (1940)  
The quantitative study of populations in the Lepidoptera. I. *Polyommatus icarus*. **Annals of Eugenics**, **10**:123-136.

- DOWDESWELL, W. H., FISHER, R. A., FORD, E. B. (1949)  
The quantitative study of populations in the Lepidoptera. II. *Maniola jurtina* L. **Heredity**, **3**:67-84.
- DOWDESWELL, W. H., FORD, E. B., MCHIRTER, K. S. (1957)  
Further studies on isolation in the butterfly *Maniola jurtina*. **Heredity**, **11**:51-65.
- DOWDESWELL, W. H., FORD, E. B., MCHIRTER, K. S. (1960)  
Further studies on the evolution of *Maniola jurtina* in the isles of Scilly. **Heredity**, **14**:333-364.
- EBERHARDT, L. L. (1978)  
Appraising variability in population studies. **Journal of Wildlife Management**, **42**:207-238.
- EBERHARDT, L. L. (1982)  
Calibrating and index by using removal data. **Journal of Wildlife Management**, **46**:734-740.
- EBERHARDT, L. L., CHAPMAN, D. G., GILBERT, J. R. (1979)  
A review of marine mammal census methods. **Wildlife Monographs**, **63**:1-46.
- EDDLESTON, F. K., SETTER, J., SCHOEFIELD, P. (1984)  
Insect marking methods for dispersal and other ecological studies. **TDRI (Coll. House) Inf. Serv. annot. Bibl. Ser.**, **4**:1-63.
- EDWARDS, A. W. F. (1974)  
Population estimates from recapture studies. **Nature**, **252**:809-810.
- EDWARDS, W. R., EBERHARDT, L. L. (1967)  
Estimating cottontail abundance from live-trapping data. **Journal of Wildlife Management**, **31**:87-96.
- EFRON, B., THISTED, R. (1976)  
Estimating the number of unseen species: how many words did Shakespeare know ? **Biometrika**, **63**:435-47.
- EHRlich, P. R. (1955)  
The distribution and subspeciation of *Erebia epipsodea* Butler (Lepidoptera: Satyridae). **The University of Kansas Science Bulletin**, **37**:175-194.
- EHRlich, P. R. (1961)  
Studies of the population structure of the checkerspot butterfly, *Euphydryas editha*, 1960. **Research Report, Jasper Ridge Biological Experimental Area**, **1**:1-2.
- EHRlich, P. R., DAVIDSON, S. E. (1960)  
Techniques for capture-recapture studies of Lepidoptera populations. **Journal of the Lepidopterist's Society**, **14**:227-229.
- EHRlich, P. R., GILBERT, L. E. (1973)  
Population structure and dynamics of the tropical butterfly *Heliconius ethilla*. **Biotropica**, **5**:69-82.
- EHRlich, P. R., RAVEN, P. H. (1969)  
The differentiation of populations. **Science, New York**, **165**:1228-1232.
- EMMEL, T. C. (1970)  
The population biology of Neotropical satyrid butterfly *Euptychia hermes*. I. Interpopulation movements, general ecology, and population size in lowland Costa Rica (Dry season, 1968). **Journal of Research on the Lepidoptera**, **7**:153-165.

- ERICKSON, J. M. (1972)  
Mark-recapture techniques for population estimates of *Pogonomyrmex* ant colonies: an evaluation of the 32P technique. **Annals of the Entomological Society of America**, **65**:57-61.
- FEENY, P., BLAU, W. S. & KAREIVA, P. M. (1985) Larval Growth and Survivorship of the Black Swallowtail Butterfly in Central New York. **Ecological Monographs**, **55**(2): 167-187.
- FIENBERG, S. E. (1972)  
The multiple recapture census for closed populations and incomplete 2k contingency tables. **Biometrika**, **59**:591-603.
- FISHER, R. A., FORD, E. B. (1947)  
The spread of a gene in natural conditions in a colony of the moth *Panaxia dominula* (L.). **Heredity**, **1**:43-174.
- FORD, E. B. (1965)  
**Ecological genetics**. Methuen & Co. Ltd., London, XV + 335 pp.
- FOSDICK, M. K. (1973)  
A population study of the Neotropical nymphalid butterfly, *Anartia amalthea*, in Ecuador. **Journal of Research on the Lepidoptera**, **11**:65-80.
- FRANCINI, R. B. (1989)  
Biologia e ecologia das borboletas *Actinote* (Lepidoptera, Nymphalidae, Acraeinae) na transição subtropical no sudeste do Brasil. Tese de Tese de mestrado, Universidade Estadual de Campinas, 236.
- FRANCO-GAONA, A., LLORENTE-BOUSQUETS, J., SHAPIRO, A. M. (1988)  
Abundancia relativa de *Artogeia rapae* (L.), *Pontia protodice* (Boisd. & Lec.) y *Leptophobia aripa elodia* (Boisd.)(Lepidoptera: Pieridae) evaluada mediante el metodo de Moore modificado por Pollard, en Xochimilco, D.F., Mexico. **Folia Entomológica Mexicana**, **76**:107-128.
- FREITAS, A. V. L. (1996)  
Population biology of *Heterosais edessa* (Nymphalidae) and its associated atlantic forest Ithomiinae community. **Journal of the Lepidopterist's Society**, **50**:273-289.
- GALL, L. F. (1984a)  
The effects of capturing and marking on subsequent activity in *Boloria acrocnema* (Lepidoptera: Nymphalidae), with a comparison of different numerical models that estimate population size. **Biological Conservation**, **28**:139-154.
- GALL, L. F. (1984b)  
Population structure and recommendations for conservation of narrowly endemic alpine butterfly, *Boloria acrocnema* (Lepidoptera, Nymphalidae). **Biological Conservation**, **28**:111-138.
- GALL, L. F. (1985)  
Measuring the size of lepidopteran populations. **Journal of Research on the Lepidoptera**, **24**:97-116.
- GARDNER, S. N., MANGEL, M. (1996)  
Mark-resight population estimation with imperfect observations. **Ecology**, **77**:880-884.
- GARRISON, R. W., HAFERNICK, J. E., Jr. (1981)  
Population structure of the rare damselfly, *Ischnura gemina* (Kennedy) (Odonata: Coenagrionidae). **Oecologia**, **48**:377-384.
- GASKELL, T. J., GEORGE, B. J. (1972)  
A Bayesian modification of the Lincoln Index. **Journal of Applied Ecology**, **9**:377-384.

- GASTON, K. J. (1994)  
**Rarity.** Chapman & Hall, New York, 224 pp.
- GATES, C. E. (1969)  
Simulation study of estimators for the line transect sampling method. **Biometrics**, **25**:317-28.
- GAZEY, W. J., STALEY, M. J. (1986)  
Population estimation from mark-recapture experiments using a sequential Bayes algorithm. **Ecology**, **67**:941-951.
- GERAMITA, J. M., SMITH, J. T. (1985)  
Using the correct standard errors in comparing subpopulation survival rates in marked populations. **Biometrics**, **41**:281-285.
- GILBERT, R. O. (1973)  
Approximations of the bias in the Jolly-Seber capture-recapture model. **Biometrics**, **29**:501-526.
- GOOD, I. J. (1953)  
The population frequencies of species and the estimation of population parameters. **Biometrika**, **40**:236-264.
- GULLAND, J. A. (1955)  
On the estimation of population parameters from marked members. **Biometrika**, **42**:269-270.
- HAFFERNICK, J. E. (1982)  
Phenetics and ecology of hybridization in buckeye butterflies. **University of California Publications in Entomology**, **96**:VII+109.
- HAMMERSLEY, J. M. (1953)  
Capture-recapture analysis. **Biometrika**, **40**:265-278.
- HANSON, W. R. (1967)  
Estimating the density of an animal population. **Journal of Research on the Lepidoptera**, **6**:203-247.
- HARDING, C. M., HEATHWOOD, A. W., HUNT, R. G., READ, K. L. Q. (1984)  
The estimation of animal population size by the removal method. **Applied Statistics**, **33**:196-202.
- HARRIS, S. (1987)  
**Mammal population studies.** Clarendon Press for The Zoological Society of London, Oxford, XVII + 350 pp.
- HAZEN, W. E. (1970)  
**Readings in population and community ecology.** W.B.Saunders, Philadelphia, IX + 421 pp.
- HECKEL, D. G., ROUGHGARDEN, J. (1979)  
A technique for estimating the size of lizard populations. **Ecology**, **60**:966-975.
- HIBY, A. R., JEFFERY, J. S. (1987)  
Census techniques for small populations, with special reference to the Mediterranean monk seal in **Mammal population studies** (Edit. HARRIS, S.) Clarendon Press for The Zoological Society of London, Oxford, pp. 193-210
- HILBORN, R. J., REDFIELD, J. A., KREBS, C. J. (1976)  
On the reliability of enumeration for mark and recapture census of voles. **Canadian Journal of Zoology**, **54**:1019-1024.
- HIORNS, R. W., COOKE, D. (1981)  
**The mathematical theory of the dynamics of biological populations.** Academic Press, New York, 327 pp.



- HIROSE, Y., SUZUKI, Y., TAKAGI, M., HIEHATA, K., YAMASAKI, M., KIMOTO, H., YAMANAKA, M., IGA, M., YAMAGUSHI, K. (1980)  
Population dynamics of the citrus swallowtail, *Papilio xuthus* Linne (Lepidoptera: Papilionidae): mechanisms stabilizing the numbers. **Researches on Population Ecology**, **21**:260-285.
- HOLGATE, P. (1966)  
Contributions to the mathematics of animal trapping. **Biometrics**, **22**:925-936.
- HOLT, S. J. (1955)  
On the foraging activity of the wood ant. **Journal of Animal Biology**, **24**:1-34.
- HORN, H. S. (1976)  
A clamp for marking butterflies in capture-recapture studies. **Journal of the Lepidopterist's Society**, **30**:145-146.
- ITÔ, Y. (1973)  
A method to estimate a minimum population density with single recapture census. **Researches on Population Ecology**, **14**:159-168.
- ITÔ, Y., TAKAI, A., MIYASHITA, K., NAKAMURA, K. (1963)  
Estimation of density, survival rate and dilution rate of *Mecostethus magister* (Orthoptera: Acrididae) populations by the mark and recapture method. **Researches on Population Ecology**, **5**:51-64.
- ITÔ, Y., TERUYA, M., HAMADA, R., SUGIMOTO, A. (1974)  
An estimating of population density of *Dacus curcubitae* with mark-recapture methods. **Researches on Population Ecology**, **15**:213-222.
- ITÔ, Y., SAKIYAMA, M., OSADA, M. (1975)  
Population dynamics of *Pieris rapae crucivora* Boisduval (Lepidoptera: Pieridae), an introduced insect pest in Okinawa. II. Features of the population dynamics based on the results of one-year survey. **Japanese Journal of Applied Entomology and Zoology**, **19**:29-34.
- IWAO, S. (1963)  
On a method for estimating the rate of population interchange between two areas. **Researches on Population Ecology**, **5**:44-50.
- IWAO, S. (1968)  
A new regression method for analyzing the aggregation pattern of animal populations. **Researches on Population Ecology**, **10**:1-20.
- IWAO, S., MIZUTA, K., NAKAMURA, H., ODA, T., SATO, Y. (1963)  
Studies on a natural population of the large 28-spotted lady beetle, *Epilachna vigintioctomaculata* Motschulsky. 1. Preliminary analysis of the overwintered adult population by means of marking and recapture methods. **Japan Journal of Ecology**, **13**:109-117.
- IWAO, S., KIRITANI, K., HOKYO, N. (1966)  
Application of marking and recapture method for the analysis of larval-adult populations of an insect *Nezara viridula* (Hemiptera: Pentatomidae). **Researches on Population Ecology**, **8**:147-160.
- JACKSON, C. H. N. (1933a)  
On a method of marking tsetse flies. **Journal of Animal Ecology**, **2**:289-290.
- JACKSON, C. H. N. (1933b)  
On the true density of tsetse flies. **Journal of Animal Ecology**, **2**:204-209.

- JACKSON, C. H. N. (1937)  
Some new methods in the study of *Glossina morsitans*. **Proceedings of the Zoological Society of London**, 1936:811-896.
- JACKSON, C. H. N. (1939)  
The analysis of an animal population. **Journal of Animal Ecology**, 8:238-247.
- JACKSON, C. H. N. (1940)  
The analysis of a tsetse fly population. **Annals of Eugenics**, 10:332-369.
- JACKSON, C. H. N. (1944)  
The analysis of a tsetse fly population. II. **Annals of Eugenics**, 12:176-205.
- JACKSON, C. H. N. (1948)  
The analysis of a tsetse fly population. III. **Annals of Eugenics**, 14:91-108.
- JOLLY, G. M. (1965)  
Explicit estimates from capture-recapture data with both death and immigration-stochastic model. **Biometrika**, 52:225-47.
- JOLLY, G. M. (1982)  
Mark-recapture models with parameters constant in time. **Biometrika**, 38:301-321.
- JOLLY, G. M., DICKSON, J. M. (1983)  
The problem of unequal catchability in mark-recapture estimation of small populations. **Canadian Journal of Zoology**, 61:922-927.
- JOLLY, J. M., DICKSON, J. M. (1980)  
Mark-recapture suite of programs in **COMPSTAT 1980: Proceedings of computational statistics** (Edit. BARRITT, M. M., WISHART, D.) Physica-Verlag, Vienna, Austria, pp. 570-576
- KELLER, E. L., MATONI, R. H. T., SEIGER, M. S. B. (1966)  
Preferential return of artificially displaced butterflies. **Animal Behaviour**, 14:197-200.
- KERSHAW, K. A. (1971)  
**Quantitative and dynamic ecology**. Edward Arnold, London, 183 pp.
- KETTLEWELL, H. B. D., BERRY, R. J., CADBURY, C. J., PHILIPPS, G. C. (1969)  
Differences in behavior, dominance, and survival within a cline. **Heredity**, 24:15-25.
- KEYFITZ, N. (1968)  
**Introduction to the mathematics of population**. University of Chicago Press, Chicago, pp.
- KILDUFF, T. S. (1973)  
A population study of *Euptychia hermes* in northern Florida. **Journal of Research on the Lepidoptera**, 11:219-228.
- KIMURA, M., CROW, J. F. (1963)  
The measurement of effective population number. **Evolution**, 17:279-288.
- KINGSOLVER, J. G., SMITH, S. G. (1995)  
Estimating selection on quantitative traits using capture-recapture data. **Evolution**, 49:384-388.

- KIRITANI, K., NAKASUJI, F. (1967)  
Estimation of the stage-specific survival rate in the insect population with overlapping stages. **Researches on Population Ecology**, **9**:143-152.
- KNOFF, K. W. (1974)  
A new marking technique for studying the mating behaviour of Odonata. **Florida Entomologist**, **57**:149-150.
- KOVNER, J. L., PATIL, S. A. (1974)  
Properties of estimators of wildlife population density for the line transect method. **Biometrics**, **30**:225-230.
- KREBS, C. J. (1972)  
**Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance**. Harper & Row, New York, 694 pp.
- KREBS, C. J. (1989)  
**Ecological methodology**. Harper & Row, Publishers, New York, XII + 654 pp.
- KRUK-DE-BRUIN, M., RÖST, L. C. M., DRAISMA, F. G. A. M. (1977)  
Estimates of the number of foraging ants with the Lincoln-index method in relation to the colony size of *Formica polyctena*. **Journal of Animal Ecology**, **46**:457-470.
- LAPLACE, P. S. (1783)  
Sur les naissances, les mariages et les morts à Paris, depuis 1771 jusqu'en 1784, et dans tout l'étendue de la France, pendant les années 1781 et 1782. **Memoires de l'Académie royale des Sciences de Paris**, **11**.
- LAPLACE, P. S. (1795)  
**Oeuvres complètes de Laplace**. Gauthier-Villars, Paris, 164 pp.
- LARA-REZENDE, S. M., ANTAS, P. T. Z. (1985)  
Aves anilhadas no Brasil em 1981 e recuperações de anilhas desde 1980. **Revista Brasileira de Zoologia**, **3**:51-59.
- LEBRETON, J. D. (1989)  
Statistical methodology for the study of animal populations. **Bulletin of the International Statistical Institute**, **53**:267-282.
- LEBRETON, J.-D., BURNHAM, K. P., ANDERSON, D. R. (1992)  
Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. **Ecological Monographs**, **62**:67-118.
- LECREN, E. D. (1965)  
A note on the history of mark-recapture population estimates. **Journal of Animal Ecology**, **34**:453-44.
- LEDERHOUSE, R. C. (1982)  
Factors affecting equal catchability in two swallowtail butterflies, *Papilio polyxenes* and *P. glaucus*. **Ecological Entomology**, **7**:379-383.
- LEFEBVRE, L. W., OTIS, D. L., HOLLER, N. R. (1982)  
Comparison of open and closed models for cotton rat population estimates. **Journal of Wildlife Management**, **46**:156-163.
- LESLIE, P. H. (1952)  
The estimation of population parameters from data obtained by means of the capture-recapture method. II. The estimation of total numbers. **Biometrika**, **39**:363-388.

- LESLIE, P. H. (1958)  
Statistical appendix. **Journal of Animal Ecology**, **27**:84-86.
- LESLIE, P. H., CHITTY, D. (1951)  
The estimation of population parameters from data obtained by means of the capture-recapture method. I. The maximum likelihood equations for estimating the death-rate. **Biometrika**, **38**:269-292.
- LESLIE, P. H., DAVIS, D. H. S. (1939)  
An attempt to determine the absolute number of rats in a given area. **Journal of Animal Ecology**, **8**:94-113.
- LESLIE, P. H., CHITTY, D., CHITTY, H. (1953)  
The estimation of population parameters from data obtained by means of the capture-recapture method. III. An example of the practical applications of the method. **Biometrika**, **40**:137-169.
- LINCOLN, F. C. (1930)  
Calculating waterfowl abundance on the basis of banding returns. **United States Department of Agriculture, Circular**, **118**:1-4.
- LOMNICKI, A. (1988)  
**Population ecology of individuals**. Princeton University Press, Princeton, NJ, X + 223 pp.
- LUCK, R. F. (1971)  
An appraisal of two methods of analysing insect life tables. **Canadian Entomologist**, **103**:1261-1271.
- MANLY, B. F. J. (1969)  
Some properties of a method of estimating the size of mobile animal populations. **Biometrika**, **56**:407-410.
- MANLY, B. F. J. (1970)  
A simulation study of animal population estimation using the capture-recapture method. **Journal of Applied Ecology**, **7**:13-9.
- MANLY, B. F. J. (1971a)  
Estimates of a marking effect with capture-recapture sampling. **Journal of Applied Ecology**, **8**:181-189.
- MANLY, B. F. J. (1971b)  
A simulation study of Jolly's method for analysing capture-recapture data. **Biometrics**, **27**:415-424.
- MANLY, B. F. J. (1973)  
A note on the estimation of selective values from recaptures of marked animals when selection pressures remain constant over time. **Researches on Population Ecology**, **14**:151-158.
- MANLY, B. F. J. (1974a)  
A comparison of methods for the analysis of insect stage-frequency data. **Oecologia**, **17**:335-348.
- MANLY, B. F. J. (1974b)  
Estimation of stage-specific survival rates and other parameters for insect populations developing through several stages. **Oecologia**, **15**:277-285.
- MANLY, B. F. J. (1974c)  
A note on the Richard's, Waloff & Spradbery method for estimating stage-specific mortality rates in insect populations. **Biom. Z.**, **17**:77-83.

- MANLY, B. F. J. (1976)  
Extensions to Kiritani and Nakasuji's method for analysing insect stage-frequency data. **Researches on Population Ecology**, **17**:191-199.
- MANLY, B. F. J. (1977)  
A simulation experiment on the application of the jackknife with Jolly's method for the analysis of capture-recapture data. **Acta Theriologica**, **22**:215-223.
- MANLY, B. F. J. (1984)  
Obtaining confidence limits on parameters of the Jolly-Seber model for capture-recapture data. **Biometrics**, **40**:749-758.
- MANLY, B. F. J. (1985)  
**The statistics of natural selection on animal populations**. Chapman and Hall, London, XVI + 483 pp.
- MANLY, B. F. J., PARR, M. J. (1968)  
A new method of estimating population size, survivorship, and birth rate from capture-recapture data. **Transactions of the Society of British Entomologists**, **18**:81-89.
- MARTEN, G. G. (1970)  
A regression method for mark-recapture estimation of population size with unequal catchability. **Ecology**, **51**:291-295.
- MATSUMOTO, K. (1985)  
Population dynamics of Japanese clouded apollo *Parnassius glacialis* Butler (Lepidoptera: Papilionidae). I. Change in population size and related population parameters for three successive generations. **Researches on Population Ecology**, **27**:301-312.
- MENKINS, G. E., Jr., ANDERSON, S. H. (1988)  
Estimation of small mammal population size. **Ecology**, **69**:1952-1959.
- MONTGOMERY, W. I. (1987)  
The application of capture-mark-recapture methods to the enumeration of small mammal population in **Mammal population studies** (Edit. HARRIS, S.) Clarendon Press for The Zoological Society of London, Oxford, pp. 25-57
- MOORE, N. W. (1975)  
Butterfly transects in a linear habitat, 1964-1973. **Entomologist's Gazette**, **26**:71-78.
- MORAN, P. A. P. (1951)  
A mathematical theory of animal trapping. **Biometrika**, **38**:307-311.
- MORRIS, R. F. (1955)  
The development of sampling techniques for forest insect defoliators, with particular reference to the spruce budworms. **Canadian Journal of Zoology**, **33**:225-294.
- MORTON, A. C. (1982)  
The effects of marking and capture on recapture frequencies of butterflies. **Oecologia**, **53**:105-110.
- MORTON, A. C. (1984)  
The effects of marking and handling on recapture frequencies of butterflies in **The biology of butterflies** (Edit. VANE-WRIGHT, R. I., ACKERY, P. R.) Academic Press, London, pp. 55-58

MURPHY, D. D. (1984)

Review of ecological studies of six endangered butterflies (Lepidoptera, Lycaenidae): island biogeography, patch dynamics, and the design of habitat preserves (by Arnold, R. A., 1984). **Journal of Research on the Lepidoptera**, 22:267-29.

NAKAMURA, K., OHGUSHI, T. (1979)

Studies on the population dynamics of a thistle feeding lady beetle, *Henosepilachna pustulosa* (Kôno) in a cool temperate climax forest. I. The estimation of adult population parameters by the marking, release and recapture method. **Researches on Population Ecology**, 20:297-314.

NAKAMURA, K., OHGUSHI, T. (1981)

Studies on the population dynamics of a thistle feeding lady beetle, *Henosepilachna pustulosa* (Kôno) in a cool temperate forest. II. Life tables, key-factor analysis, and detection of regulatory mechanisms. **Researches on Population Ecology**, 23:210-231.

NAKASUJI, F. (1982)

Population dynamics of a migrant skipper butterfly *Parnara guttata* (Lepidoptera: Hesperidae). II. Survival rates of immatures stages in paddy fields. **Researches on Population Ecology**, 24:157-173.

NEAL, A. K., WHITE, G. C., GILL, R. B., FREED, D. F., OLTERMAN, J. H. (1993)

Evaluation of mark-resight model assumptions for estimating mountain sheep numbers. **Journal of Wildlife Management**, 57:436-450.

NÈVE, G., BARASCUD, B., HUGHES, R., AUBERT, J., DESCIMON, H., LEBRUN, P., BAGUETTE, M. (1996)

Dispersal, colonization power and metapopulation structure in the vulnerable butterfly *Proclissiana eunomia* (Lepidoptera: Nymphalidae). **Journal of Applied Ecology**, 33:14-22.

NICHOLS, J. D., POLLOCK, K. H. (1983)

Estimation methodology in contemporary small mammal capture-recapture studies. **Journal of Mammalogy**, 64:253-260.

NICHOLS, J. D., NOON, B. R., STOKES, S. L., HINES, J. E. (1981)

Remarks on the use of mark-recapture methodology in estimating avian population size in **Estimating the number of terrestrial birds** (Edit. RALPH, C. J., SCOTT, M. J.) Cooper Ornithological Society, Asilomar, California, pp. 121-136

NICHOLS, J. D., STOKES, S. L., HINES, J. E., CONROY, M. J. (1982)

Additional comments on the assumption of homogeneous survival rates in modern bird banding estimation models. **Journal of Wildlife Management**, 46:953-962.

NICHOLS, J. D., CONLEY, W., HINES, J. E. (1984a)

The use of a robust capture-recapture design in small mammal population studies: a field example with *Microtus pennsylvanicus*. **Acta Theriologica**, 29:357-365.

NICHOLS, J. D., CONLEY, W., POLLOCK, K. H. (1984b)

Effects of permanent trap response in capture probability on Jolly-Seber capture-recapture model estimates. **Journal of Wildlife Management**, 48:289-294.

O'BRIEN, T. G., POLLOCK, K. H., DAVIDSON, W. R., KELLOG, F. E. (1985)

A comparison of capture-recapture with capture-removal for quail populations. **Journal of Wildlife Management**, 49:1062-1066.

OLIVEIRA, D. L., ARAÚJO, A. M. (1992)

Studies on the genetics and ecology of *Heliconius erato* (Lepidoptera; Nymphalidae). IV. Effective size and variability of the red raylets in natural populations. **Revista Brasileira de Genética**, 15:789-799.

- ORIAN, G. H., LESLIE, P. H. (1958)  
A capture-recapture analysis of a shearwater population. **Journal of Animal Ecology**, **27**:71-86.
- ORLOV, L. M. (1974)  
A method of sequential sampling for estimation of insect numbers. **Zoologicheskii Zhurnal**, **53**:1241-1244.
- OTIS, D. L., BURNHAM, K. P., WHITE, G. C., ANDERSON, D. R. (1978)  
Statistical inference from capture data on closed populations. **Wildlife Monographs**, **62**:.
- OWEN, D. F. (1971)  
**Tropical butterflies**. Clarendon Press, Oxford, 214 pp.
- OWEN, D. F. (1975)  
Estimating the abundance and diversity of butterflies. **Biological Conservation**, **8**:173-83.
- PARKER, R. A. (1963)  
On the estimation of population size, mortality and recruitment. **Biometrics**, **19**:318-333.
- PARR, M. J. (1965)  
A population study of a colony of imaginal *Ischnura elegans* (van der Linden) (Odonata: Coenagridae) at Dale, Pembrokeshire. **Fld.Stud.**, **2**:237-282.
- PARR, M. J., GASKELL, T. J., GEORGE, B. J. (1968)  
Capture-recapture methods of estimating animal numbers. **Journal of Biological Education**, **2**:95-117.
- PEARL, R., MINER, J. R. (1935)  
Experimental studies on the duration of life. XI. Density of population and life duration in *Drosophila*. **American Naturalist**, **61**:289-318.
- PETERSEN, C. G. J. (1896)  
The yearly ommigration of young plaice into Limfjorff from the German sea, etc. **Report of the Danish Biological Station**, **6**:1-48.
- POLLARD, E. (1977)  
A method for assessing changes in the abundance of butterflies. **Biological Conservation**, **12**:115-134.
- POLLARD, E. (1984a)  
Fluctuations in the abundance of butterflies, 1976-82. **Ecological Entomology**, **9**:179-188.
- POLLARD, E. (1984b)  
Synoptic studies on butterfly abundance in **The biology of butterflies** (Edit. VANE-WRIGHT, R. I., ACKERY, P. R.) Academic Press, London, pp. 59-64
- POLLARD, E., ELIAS, D. O., SKELTON, M. J., THOMAS, J. A. (1973)  
A method for assessing the abundance of butterflies in Monks Wood National Nature Reserve in 1973. **Entomologist's Gazetter**, **26**:76-88.
- POLLOCK, K. H. (1974)  
The assumption of equal catchability of animals in tag-recapture experiments. Tese de Ph.D, Cornell University, Ithaca, New York, 82.

- POLLOCK, K. H. (1975)  
A K-sample tag-recapture model allowing for unequal survival and catchability. **Biometrika**, **62**:577-583.
- POLLOCK, K. H. (1981a)  
Capture-recapture models: a review of current methods, assumptions and experimental design in **Estimating the number of terrestrial birds** (Edit. RALPH, C. J., SCOTT, M. J.) Cooper Ornithological Society, Asilomar, California, pp. 426-435
- POLLOCK, K. H. (1981b)  
Capture-recapture models allowing for age-dependent survival and capture rates. **Biometrics**, **37**:521-529.
- POLLOCK, K. H. (1982)  
A capture-recapture design robust to unequal probability of capture. **Journal of Wildlife Management**, **46**:752-757.
- POLLOCK, K. H., KENDALL, W. L. (1987)  
Visibility bias in aerial surveys: a review of estimation procedures. **Journal of Wildlife Management**, **51**:502-510.
- POLLOCK, K. H., MANN, R. H. K. (1983)  
Use of an age-dependent mark-recapture model in fisheries research. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences**, **40**:1449-1455.
- POLLOCK, K. H., OTTO, M. C. (1983)  
Robust estimation of population size in closed animal populations from capture-recapture experiments. **Biometrics**, **39**:1035-1050.
- POLLOCK, K. H., RAVELING, D. G. (1982)  
Assumptions of modern band-recovery models, with emphasis on heterogeneous survival rates. **Journal of Wildlife Management**, **46**:88-98.
- POLLOCK, K. H., HINES, J. E., NICHOLS, J. D. (1984)  
The use of auxiliary variables in capture-recapture and removal experiments. **Biometrics**, **40**:329-340.
- POLLOCK, K. H., HINES, J. E., NICHOLS, J. D. (1985)  
Goodness-of-fit tests for open capture-recapture models. **Biometrics**, **41**:399-410.
- POLLOCK, K. H., NICHOLS, J. D., BROWNIE, C., HINES, J. E. (1990)  
Statistical inference for capture-recapture experiments. **Wildlife Monographs**, **107**:1-97.
- PORTER, S. D., JORGENSEN, C. D. (1980)  
Recapture studies of the harvester ant, *Pogonomyrmex owyheeii* Cole, using a fluorescent marking technique. **Ecological Entomology**, **5**:263-269.
- QUENOUILLE, M. (1956)  
Notes on bias in estimation. **Biometrika**, **43**:343-360.
- REMMERT, H. (1994)  
**Minimum viable populations**. Springer-Verlag, New York, 190 pp.
- RICHARDS, O. W. (1940)  
The biology of the small white butterfly (*Pieris rapae*), with special reference to the factors controlling abundance. **Journal of Animal Ecology**, **9**:243-288.



- RICHARDS, O. W., WALLOF, N., SPRADBERY, J. P. (1960)  
The measurement of mortality in an insect population in which recruitment and mortality widely overlap. **Oikos**, **11**:306-310.
- RICKER, W. E. (1958)  
Handbook of computations for biological statistics of fish populations. **Fisheries Research Board of Canada, Bulletin**, **119**:1-300.
- ROBSON, D. S. (1969)  
Mark-recapture methods of population estimation in **New developments in survey sampling** (Edit. JOHNSON, N. L., SMITH, H.) John Wiley & Sons, New York, pp. 120-144
- ROBSON, D. S., REGIER, H. A. (1964)  
Sample size in Petersen mark recapture experiments. **Transactions of the American Fisheries Society**, **93**:215-226.
- Rockwood, L. L. (2006)  
**Introduction to Population Ecology**. Blackwell Publishing Ltd. Malden, MA.
- ROFF, D. A. (1973a)  
An examination of some statistical tests used in the analysis of mark-recapture data. **Oecologia**, **12**:35-54.
- ROFF, D. A. (1973b)  
On the accuracy of some mark-recapture estimators. **Oecologia**, **12**:15-34.
- ROUTLEDGE, R. D. (1982)  
The method of bounded counts: when does it work? **Journal of Wildlife Management**, **46**:757-761.
- SAALFED, K., ARAÚJO, A. M. (1981)  
Studies on the genetics and ecology of *Heliconius erato* (Lepidoptera, Nymphalidae). I. Demography of a natural population. **Revista Brasileira de Biologia**, **41**:855-860.
- SANDLAND, R. L., KIRKWOOD, P. (1981)  
Estimation of survival in marked populations with possibly dependent sighting probabilities. **Biometrika**, **68**:531-541.
- SANTOS, E. P. (1971)  
On the study of the mean density in a biological population, using a technique of simulation. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, **43**:517-521.
- SAUER, J. R., WILLIAMS, B. K. (1989)  
Generalized procedures for testing hypotheses about survival or recovery rates. **Journal of Wildlife Management**, **53**:137-142.
- SCHNABEL, Z. E. (1938)  
The estimation of the total fish population of a lake. **American Mathematical Monthly**, **45**:348-352.
- SCHNUTE, J. (1983)  
A new approach to estimating populations by the removal method. **Canadian Journal of Fisheries and Agricultural Sciences**, **40**:2153-2169.
- SCHUMACHER, F. X., SCHMEYER, R. W. (1943)  
The estimation of fish populations in lakes and ponds. **Journal of Tennessee Academy of Sciences**, **18**:228-249.

- SCOTT, J. A. (1973a)  
Adult behavior and population biology of two skippers (Hesperiidae) mating in contrasting topographic sites. **Journal of Research on the Lepidoptera**, **12**:181-196.
- SCOTT, J. A. (1973b)  
Convergence of population biology and adult behaviour in two sympatric butterflies *Neominois ridingsii* (Papilionoidea: Nymphalidae) and *Amblysciates simius* (Hesperioidea: Hesperidae). **Journal of Animal Ecology**, **42**:663-672.
- SCOTT, J. A. (1973c)  
Population biology and adult behavior of the circumpolar butterfly, *Parnassius phoebus* F. (Papilionidae). **Entomologica Scandinavica**, **4**:161-168.
- SCOTT, J. A. (1974)  
The interaction of behavior, population biology, and environment in *Hypaurotis crysalus* (Lepidoptera). **American Midland Naturalist**, **91**:383-394.
- SCOTT, J. A. (1975)  
Flight patterns among eleven species of diurnal Lepidoptera. **Ecology**, **56**:1367-1377.
- SCOTT, J. A. (1982)  
The life history and ecology of an alpine relict, *Boloria improba acrocneuma* (Lepidoptera: Nymphalidae), illustrating a new mathematical population census method. **Papilio (N.S.), Lakewood, Colorado**, **2**:1-12.
- SEBER, G. A. F. (1965)  
A note on the multiple-recapture census. **Biometrika**, **52**:249-259.
- SEBER, G. A. F. (1970)  
The effects of trap-response on tag-recapture estimates. **Biometrics**, **26**:13-22.
- SEBER, G. A. F. (1973)  
**The estimation of animal abundance and related parameters**. Griffin, London, 506 pp.
- SEBER, G. A. F. (1986)  
A review of estimating animal abundance. **Biometrics**, **42**:267-292.
- SEBER, G. A. F., LECREN, E. D. (1967)  
Estimating population parameters from catches large relative to the population. **Journal of Animal Ecology**, **36**:631-643.
- SENN, A. R., TOURIGNY, J., SMITH, G. E. J. (1974)  
On the line transect sampling method. **Biometrics**, **30**:329-340.
- SHEPPARD, P. M. (1951)  
A quantitative study of two populations of the moth *Panaxia dominula* (L.). **Heredity**, **5**:349-378.
- SHEPPARD, P. M., BISHOP, J. A. (1973)  
The study of populations of Lepidoptera by capture-recapture methods. **Journal of Research on the Lepidoptera**, **12**:135-144.
- SILVEIRA-NETO, S., NAKANO, O., BARBIN, D., VILLANOVA, N. A. (1976)  
**Manual de ecologia de insetos**. Editora Agronômica Ceres Ltda., São Paulo, 419 pp.

- SINGER, M. C., WEDLAKE, P. (1981)  
Capture does affect probability of recapture in a butterfly species. **Ecological Entomology**, 6:215-216.
- SKALSKI, J. R., ROBSON, D. S. (1982)  
A mark and removal field procedure for estimating population abundance. **Journal of Wildlife Management**, 46:741-751.
- SKALSKI, J. R., ROBSON, D. S., SIMMONS, M. A. (1983)  
Comparative census procedures using single mark-recapture methods. **Ecology**, 64:752-760.
- SKELLAM, J. G. (1958)  
The mathematical foundations underlying the use of line transects in animal ecology. **Biometrics**, :385-400.
- SLOBODKIN, L. B. (1962)  
**Growth and regulation of animal populations**. Holt, Rinehart and Wilson, New York, 184 pp.
- SMITH, R. F., BRYAN, D. E., ALLEN, W. W. (1949)  
The relation of flights of *Colias* to larval density. **Ecology**, 30:288-297.
- SOUTHWOOD, T. R. E. (1978)  
Marking invertebrates in **Animal marking: recognition marking of animals in research** (Edit. STONEHOUSE, B.) The Macmillan Press Ltd., London, pp. 102-106
- SOUTHWOOD, T. R. E. (1980)  
**Ecological methods with particular reference to the study of insect populations**. Chapman and Hall, New York, 524 pp.
- SOUTHWOOD, T. R. E. (1982)  
Marking invertebrates in **Animal marking: recognition marking of animals in research** (Edit. STONEHOUSE, E. B.) The Macmillan Press Ltd., London & Basingstoke, pp. 102-106
- STEARNS, S. C. (1976)  
Life history tactics: a review of ideas. **Quarterly Review of Biology**, 51:3-47.
- STOKES, S. L. (1984)  
The Jolly-Seber model applied to age-stratified populations. **Journal of Wildlife Management**, 48:1053-1059.
- STONEHOUSE, B. (1978)  
**Animal marking: recognition marking of animals in research**. The Macmillan Press Ltd, London, VIII + 257 pp.
- STRADLING, D. J. (1970)  
The estimation of worker ant populations by the mark-release-recapture method: an improved marking technique. **Journal of Animal Ecology**, 39:5+75-5+91.
- SWEENEY, J. D., MILLER, G. E. (1989)  
Distribution of *Barbara colfaxiana* (Kearfott)(Lepidoptera: Tortricidae) eggs within and among douglas-fir crowns and methods for estimating egg densities. **Canadian Entomologist**, 121:569-578.
- TABASHNIK, B. E. (1980)  
Population structure of pierid butterflies. III. Pest populations of *Colias philodice eriphyle*. **Oecologia**, 47:175-83.
- TANAKA, R. (1972)  
Investigation into the edge effect by use of capture-recapture data in a vole population. **Researches on Population Ecology**, 13:127-151.

- TANAKA, R. (1980)  
Controversial problems in advanced research on estimating population densities of small rodents. **Researches on Population Ecology, suplemento 2**:1-67.
- THOMAS, D. B., Jr., SLEEPER, E. L. (1977)  
The use of pit-fall traps for estimating the abundance of arthropods, with special reference to the Tenebrionidae (Coleoptera). **Annals of the Entomological Society of America**, **70**:242-248.
- THOMAS, J. A. (1983)  
A quick method for estimating butterfly numbers during surveys. **Biological Conservation**, **27**:195-211.
- THOMAS, J. A., SIMCOX, D. J. (1982)  
A quick method for estimating larval populations of *Melitaea cinxia* L. during surveys. **Biological Conservation**, **22**:315-22.
- TITMUS, G. (1983)  
Are animal populations really aggregated ? **Oikos**, **40**:64-68.
- TONHASCA, A., Jr. (1991)  
The three "capital sins" of statistics used in biology. **Ciência hoje**, **43**:417-422.
- TURNER, J. R. G. (1963)  
A quantitative study of a Welsh Colony of the large heath butterfly, *Coenonympha tulia* Müller (Lepidoptera). **Proceedings of the Royal Entomological Society, London,(A)**, **38**:101-112.
- TURNER, J. R. G. (1971)  
Experiments on the demography of tropical butterflies. II. Longevity and home-range behaviour of *Heliconius erato*. **Biotropica**, **3**:21-31.
- VANNOORDWIJK, M. (1978)  
A mark-recapture study of coexisting zygoteran populations. **Odonatologica**, **7**:353-374.
- VARLEY, G. C., GRADWELL, G. R. (1960)  
Key factors in population studies. **Journal of Animal Ecology**, **29**:393-401.
- WATANABE, M. (1978)  
Adult movements and resident ratios of the black-veined white *Aporia crataegi*, in a hilly region. **Japan Journal of Ecology**, **28**:101-109.
- WATANABE, M. (1981)  
Population dynamics of the swallowtail butterfly, *Papilio xuthus* L., in a deforested area. **Researches on Population Ecology**, **23**:74-93.
- WATT, W. B. (1983)  
Adaptation at specific loci. II. Demographic and biochemical elements in the maintenance of the *Colias* PGI polymorphism. **Genetics**, **103**:691-724.
- WATT, W. B., CHEW, F. S., SNYDER, L. R. G., WATT, A. G., ROTHSCILD, D. E. (1977)  
Population structure of pierid butterflies. I. Numbers and movements of some montane *Colias* species. **Oecologia**, **27**:1-22.
- WATT, W. B., HAN, D., TABASHNICK, B. E. (1979)  
Population structure of pierid butterflies. II. A "native" population of *Colias philodice eriphyle* in Colorado. **Oecologia**, **44**:44-52.

- WATT, W. B., CASSIN, R. C., SWAN, M. S. (1983)  
Adaptation at specific loci. III. Field behavior and survivorship differences among *Colias* PGI genotypes are predictable from in vitro biochemistry. **Genetics**, **103**:725-739.
- WHITE, D. S. (1978)  
A mark-recapture method for adult caddisflies (Insecta: Trichoptera). **Southwestern Naturalist**, **23**:533-535.
- WHITE, E. G. (1971)  
A versatile FORTRAN computer program for the capture-recapture stochastic model of G.M.Jolly. **Journal of the Fisheries Researches Board of Canada**, **28**:443-445.
- WHITE, E. G. (1975)  
Identifying population units that comply with capture-recapture assumptions in an open community of alpine grasshopper. **Researches on Population Ecology**, **16**:153-187.
- WHITE, G. C., ANDERSON, D. R., BURNHAM, K. P., OTIS, D. L. (1982)  
**Capture-recapture and removal methods for sampling closed populations**. Los Alamos National Laboratory, Los Alamos, NM, XVI + 235 pp.
- WHITE, R. R. (1980)  
Inter-peak dispersal in alpine checkerspot butterflies (Nymphalidae). **Journal of the Lepidopterist's Society**, **34**:353-362.
- WHITE, R. R., SINGER, M. C. (1987)  
Marking technique for larvae. **Pan-Pacific Entomologist, San Francisco**, **63**:341-345.
- WILSON, K. R., NICHOLS, J. D., HINES, J. E. (1989)  
A computer program for sample size computations for banding studies. **United States Fish and Wildlife Service, Technical Report**, **23**..
- WOOD, G. W. (1973)  
The capture-recapture technique as a means of estimating populations of climbing cutworms. **Canadian Journal of Zoology**, **41**:47-50.
- WRIGHT, S. (1943)  
Isolation by distance. **Genetics**, **28**:114-138.
- ZIPPIN, C. (1956)  
An evaluation of the removal method of estimating animal populations. **Biometrics**, **12**:163-189.
- ZIPPIN, C. (1958)  
The removal method of population estimation. **Journal of Wildlife Management**, **22**:82-90.
- ZONNEVELD, C. (1991)  
Estimating death rates from transect counts. **Ecological Entomology**, **16**:115-121.